

SÉRIE A, n° 1931.

N° D'ORDRE :

2798.

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

LIDA LEVINA

LICENCIÉE ES SCIENCES.

1^{re} Thèse : **Relation entre osmose et imbibition
étudiée sur des tissus végétaux.**

2^e Thèse : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 30/5 1940 devant la Commission d'Examen

Président : MM. PLANTEFOL.

Examineurs : { MANGENOT.
DAUPHINÉ.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE MAURICE DECLUME

1940

SÉRIE A, n° 1931.

N° D'ORDRE

2798.

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

LIDA LEVINA

LICENCIÉE ES SCIENCES

1^{re} Thèse : **Relation entre osmose et imbibition
étudiée sur des tissus végétaux.**

2^e Thèse : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 1940 devant la Commission d'Examen

Président : MM. PLANTEFOL.

Examineurs : { MANGENOT.
DAUPHINÉ.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE MAURICE DECLUME

1940

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires.
 H. LEBESGUE.
 EMILE PICARD.
 Léon BRILLOUIN
 PÉCHARD.
 FREUNDLER.
 AUGER.
 DANGEARD.

LESPIEAU.
 MARCHIS.
 VESSIOT.
 PORTIER.
 MOLLIARD.
 LAPICQUE.
 G. BERTRAND.

ABRAHAM.
 CH. FABRY.
 Léon BERTHAND
 WINTREBERT.
 DUBOSCQ.
 BOHN.
 RABAUD.

PROFESSEURS

M. CAULLERY..... T Zoologie (Evolution des êtres organisés).
 Emile BOREL..... T Calcul des probabilités et Physique mathém.
 Jean PERRIN..... T Chimie physique.
 E. CARTAN..... T Géométrie supérieure.
 A. COTTON..... T Recherches physiques.
 J. DRACH..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
 Charles PÉREZ..... T Zoologie.
 M. GUICHARD..... T Analyse et mesures chimiques.
 Paul MONTEL..... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
 L. BLARINGHEM .. T Botanique.
 G. JULIA..... T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
 C. MAUGUIN..... T Minéralogie.
 A. MICHEL-LÉVY .. T Pétrographie.
 A. DENJOY..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
 L. LUTAUD..... T Géographie physique et géologie dynamique.
 Eugène BLOCH..... T Physique.
 G. BRUHAT..... T Physique théorique et physique céleste.
 E. DARMOIS..... T Enseignement de Physique.
 A. DEBIERNE..... T Physique Générale et Radioactivité.
 A. DUFOUR..... T Physique (P.C.B.).
 L. DUNOYER..... T Optique appliquée.
 A. GUILLIERMOND. T Botanique.
 M. JAVILLIER..... T Chimie biologique.
 ROBERT LÉVY..... T Physiologie comparée.
 Henri VILLAT..... T Mécanique des fluides et applications.
 Ch JACOB..... T Géologie.
 P. PASCAL..... T Chimie générale.
 M. FRÉCHET..... T Calcul différentiel et Calcul intégral.
 E. ESCLANGON..... T Astronomie.
 M^{me} RAMART-LUCAS. T Chimie organique.
 H. BÉGHIN..... T Mécanique physique et expérimentale.
 FOCH..... T Mécanique expérimentale des fluides.
 PAUTHENIER..... Physique (P.C.B.).

DE BROGLIE..... T Théories physiques.
 CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
 P. JOB..... Chimie générale.
 LABROUSTE..... Physique du Globe.
 PRÉNANT..... T Anatomie et Histologie comparées.
 VILLEY..... Mécanique physique et expérimentale.
 COMBES..... T Physiologie végétale.
 GARNIER..... T Mathématiques générales.
 PÉRÈS..... Mécanique théorique des fluides.
 HACKSPILL..... Chimie (Minérale).
 LAUGIER..... T Physiologie générale.
 TOUSSAINT..... Technique Aéronautique.
 M. CURIE..... Physique (P.C.B.).
 G. RIBAUD..... T Hautes températures.
 CHAZY..... T Mécanique rationnelle.
 H GAULT..... Chimie (P.C.B.).
 CROZE..... Recherches physiques.
 DUPONT..... T Théories chimiques.
 LANQUINE..... T Géologie structurale et géologie appliquée.
 VALIRON..... Mathématiques générales.
 BARRABÉ..... Géologie structurale et géologie appliquée.
 MILLOT..... Biologie animale (P.C.B.).
 F. PERRIN..... Théories physiques.
 VAYON..... Chimie organique.
 G. DARMOIS..... Calcul des probabilités et l'Physique mathém.
 CHATTON..... T Biologie maritime.
 AUBEL..... Chimie biologique.
 Jacques BOURCART. Géographie physique et Géologie dynamique.
 M^{me} JOLIOT-CURIE.. Physique générale et Radioactivité.
 PLANTEFOL..... Biologie végét. (P.C.B.).
 CABANNES..... Enseignement de Physique.
 GRASSÉ..... Biologie anim. (P.C.B.).
 PRÉVOST..... Chimie (P.C.B.).
 BOULIGAND..... Mathématiques.
 CHAUDRON..... Chimie (P.C.B.).

Secrétaire.....

A. PACAUD

Secrétaire honoraire.....

D. TOMBECK



A MONSIEUR LE PROFESSEUR L. PLANTEFOL

*qui m'a apporté l'incomparable
appui de son autorité avec une confiance
généreuse et une bienveillance dont je ne
cesserai pas de lui être reconnaissante.*



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552823_0039

Relation entre osmose et imbibition étudiée sur des tissus végétaux.

L'osmose est un phénomène physique dont les interprétations ont été très nombreuses et diverses. Un temps, l'unanimité a paru se faire sur le fait même de l'osmose. Avec les recherches physiologiques de DE VRIES, avec les recherches physiques de PFEFFER, le phénomène d'osmose est devenu un fait physique pur ; il n'est plus que l'expression d'une différence entre deux espaces liquides qui ont une frontière commune et des propriétés moléculaires des constituants qui peuvent diffuser de part et d'autre de cette frontière. Celle-ci n'est pas tout à fait une abstraction. Mais plus elle est ténue, moins elle est matérielle, et plus il semble qu'on soit proche du phénomène physique parfait. La vessie de porc dont se servaient DUTROCHET et GRAHAM, les plaques poreuses où le descripteur de l'osmose s'ingéniait à rechercher des phénomènes osmotiques sont matières compliquées ou grossières. Combien plus proche des données simples qu'impose la physique, la pellicule fragile formée entre une solution de sulfate de cuivre et une solution de ferrocyanure de potassium. A travers cette paroi presque idéale vont jouer plus parfaitement les lois thermodynamiques.

L'application de l'osmose à la biologie, son intervention dans les échanges que réalisent les tissus animaux et végétaux rendent au total cette interprétation peu vraisemblable. Les recherches de DUTROCHET déjà suggèrent une participation étroite de la paroi au phénomène d'osmose et, bien certainement, l'expérimentation purement physique appuie l'hypothèse qu'une modification de la paroi par les liquides osmotants joue un rôle de premier ordre. La comparaison de deux appareils où se produisent les phénomènes d'osmose, toutes choses égales d'ailleurs, en présence de deux membranes différentes, affirme le rôle de la paroi. La comparaison d'un

même appareil au moment où, à travers la paroi toute neuve, s'amorce l'osmose — et au moment où le renouvellement des liquides au contact de la membrane qui a fonctionné est impuissant à faire repartir le phénomène, suffit à montrer que l'osmose prend fin parce que quelque chose a été changé dans la paroi. La paroi et ses modifications sont responsables de l'osmose autant que les propriétés des liquides osmosants.

De la longue étude assez diverse que j'ai faite au Laboratoire de Physiologie végétale, à l'Ecole Normale Supérieure, sous la direction de Monsieur le Professeur PLANTEFOL, je détacherai les seules recherches qui concourent à éprouver cette thèse. J'espère montrer que le lien actif qui s'établit entre la paroi et les liquides qui la baignent est un lien d'imbibition ; si cette proposition est fondée, c'est la différence d'imbibition réalisée, rapidement, aux deux contacts, entre membrane et liquides, qui amorce les échanges et les entretient ; c'est parce que cette différence cesse d'exister que plus ou moins tôt l'osmose prend fin. Ou plutôt, ce n'est pas tant à l'état d'imbibition actuel réalisé sur les deux faces de la paroi qu'il faut penser, mais à l'affinité pour l'eau qui persiste à leur niveau. L'eau est en effet le solvant imposé dans les travaux de biologie et que j'ai utilisé pour mes recherches. La substance osmosante, dont j'ai toujours constaté le passage plus ou moins rapide, à travers la masse du tissu végétal utilisé, modifie l'affinité pour l'eau des régions où elle atteint.

Au contact de la solution concentrée, quand l'expérience commence, l'eau du tissu végétal est attirée par la solution ; le tissu est ainsi partiellement déshydraté ; mais son affinité pour l'eau est grande ; il appelle à lui l'eau des tranches voisines du tissu, qui se ravitaillent elles-mêmes finalement à un milieu dilué. Ainsi, de proche en proche, à cause d'abord d'un gradient des concentrations salines qui tend à imposer un gradient des teneurs en eau, se réalise cette migration de l'eau qui est le fait fondamental de l'osmose et qui semble faire du comportement de la membrane semi-perméable le type le plus parfait de l'osmose.

Mais la substance osmosante se propage aussi de proche en proche dans la paroi. On la trouve en concentration progressivement croissante dans le liquide primitivement le moins concentré, ce qui révèle une augmentation de concentration dans le tissu utilisé.

Sur le trajet qu'elle effectue à travers la paroi, elle modifie l'état physico-chimique de celle-ci ; la modification principale est, après une déshydratation rapide, la diminution lente du pouvoir d'imbibition, la diminution de l'affinité pour l'eau. Je pense utile, pour préciser le mécanisme de l'osmose précédemment énoncé, d'envisager qu'on puisse connaître l'affinité pour l'eau demeurant à un moment donné, en chaque point, dans l'épaisseur de la paroi, sans préjuger d'ailleurs de la teneur en eau en chaque point. Cette affinité est-elle nulle en tout point ? il n'y a pas de mouvement d'eau osmotique. Est-elle positive, égale en tous points ? pas de mouvement osmotique non plus. Le mouvement implique une dissymétrie dans les affinités pour l'eau : forte là où le sel vient de pénétrer, faible où le contact de l'eau est en voie de réaliser l'imbibition maximum ; l'osmose s'amorce. L'osmose continuera tant que persiste cette dissymétrie plus ou moins forte. Mais lorsque le contact déjà prolongé du sel fait perdre toute affinité pour l'eau, le tissu se désimbibe, le mouvement osmotique prend fin.

Nous envisagions tout à l'heure un gradient des concentrations (substance dissoute, teneur en eau). Ce gradient matériel, réel, est plus exactement remplacé par un gradient des affinités, gradient virtuel. C'est le gradient des affinités, ce gradient virtuel, qui est à mes yeux responsable de l'osmose.

Dans l'essai que je tente pour le prouver, si l'on trouve quelques glanes fructueuses, il est de mon devoir de dire que le mérite doit être rapporté aux entretiens de M. le Professeur PLANTEFOL ; il m'a fourni le fil conducteur faute duquel on s'égare à chaque pas dans l'étude de la perméabilité des cellules végétales aux substances dissoutes et si quelque erreur d'interprétation s'est glissée dans ce travail qu'il a bien voulu contrôler, on peut être sûr qu'elle est de mon fait.

J'exprime à M. le Professeur André MAYER tous mes remerciements de ce qu'il a bien voulu accueillir ce mémoire dans les *Annales de Physiologie et Physicochimie biologique*.

HISTORIQUE.

Nous avons vu, sommairement exposée, la thèse à laquelle m'ont conduite les recherches que j'ai poursuivies. Cette thèse présente un caractère de nouveauté, moins parfait toutefois que je ne l'avais pensé d'abord.

Les conditions économiques actuelles permettent mal un long exposé historique ; laissant de côté la bibliographie générale de l'osmose, je rappellerai les seuls mémoires attribuant dans l'osmose un rôle de l'imbibition.

DUTROCHET passe intuitivement tout près de cette interprétation. Dans la première publication où il aborde la notion d'osmose (1826), le chapitre où se rencontre cet exposé est intitulé « Observations et expériences sur la cause de l'état turgide ». Il y étudie d'abord la turgescence des sacs spermatiques de la Limace, pur phénomène d'imbibition pour notre langage d'aujourd'hui ; puis, passant aux mouvements de matière réalisés à travers les parois intestinales des petits animaux, dans des expériences qui vont fournir le schéma de l'osmomètre, il s'écarte vers d'autres aspects du phénomène général qu'il unifie. D'ailleurs il faudra plus de quatre vingts ans pour que la physicochimie catalogue l'imbibition parmi les forces physiques. DUTROCHET cherche à ramener les phénomènes qu'il étudie à la manifestation de forces déjà définies.

GRAHAM est celui qui a le plus précisément envisagé le rôle de l'imbibition. Non pas au temps où il expérimentait sur l'osmose. Son laborieux travail, résumé dans le « Mémoire sur la force osmotique » dont la traduction est publiée en 1855 dans les Annales de Chimie et Physique, oriente la pensée vers une autre direction qui sera celle de DE VRIES, de PFEFFER et même de VAN T'HOFF. Une citation le montrera : GRAHAM expose le rapport entre diffusion et osmose : les parties constituantes des deux liquides ...« sont soumises à une force du même genre, mais d'une intensité moindre que celle qui sollicite sans cesse les gaz à occuper un volume plus grand que celui

qui les renferme ». Recueillons aussi une preuve directe : GRAHAM commence par l'étude de l'osmose à travers des cloisons poreuses de nature minérale (terre cuite ou porcelaine dégourdie). Mais alors même, il insiste sur les réactions que peuvent produire sur les parois, « en vertu de leurs aptitudes chimiques », les substances qui déterminent le phénomène de l'osmose. S'agit-il plus tard des parois de nature organique, GRAHAM développe « la théorie chimique de la force osmotique ». Des liquides chimiquement différents exercent sur les deux faces des actions chimiques de nature différente et GRAHAM imagine cette représentation : une membrane animale sépare de l'eau et une solution d'un sel neutre ; une polarité des molécules salines différencie leur action chimique sur les deux surfaces : « sur la première l'albumine s'unira avec l'acide, sur la seconde avec l'alcali ». Ainsi l'osmose s'explique par une théorie chimique.

Mais sept ans plus tard, GRAHAM revient sur le sujet. C'est à la fin de son « Mémoire sur la diffusion moléculaire appliquée à l'analyse » ; il y a défini l'état colloïdal de la matière. Il a montré que l'affinité des colloïdes pour l'eau est une forme de l'affinité chimique. Il termine par deux pages, intitulées « Endosmose », qu'il faudrait citer tout entières, sur lesquelles j'aurai l'occasion de revenir plus tard. Un extrait montrera que GRAHAM ne contredit pas son attitude précédente, mais la précise. « Il me paraît désormais... que le mouvement de l'eau dans l'endosmose est une affaire d'hydratation et déshydratation de la membrane ou du diaphragme colloïdal ; que la diffusion des solutions salines placées dans l'endosmomètre n'entre que pour peu de chose, sinon pour rien, dans les résultats au point de vue de l'endosmose et qu'elle n'a d'autre influence que de modifier l'état d'hydratation du septum ».

C'est à la « chimie colloïdale » de développer l'étude de ces phénomènes touchant les gonflements, les contractions que présentent les colloïdes au contact de l'eau et des solutions et par là d'expliquer les phénomènes d'osmose. Je ne crois pas que GRAHAM ait eu le temps de revenir expérimentalement sur ce sujet.

La leçon de GRAHAM a été perdue, effacée par la physicochimie naissante. PFEFFER, DE VRIES, VAN T'HOFF comptent en molécules et non en grammes ; les expériences mêmes de GRAHAM sont périmées ; il faudrait les recalculer en unités nouvelles.

En 1907, un élève de RAOULT, FLUSIN, fait, sans trop le dire, retour à la théorie qu'avait esquissée le savant anglais : il adopte les unités nouvelles, les notions scientifiques nouvelles et soumet à l'épreuve expérimentale les intuitions dernières de GRAHAM.

Il y aurait beaucoup à dire sur la thèse de FLUSIN : laissant de côté les raisons psychologiques de la présentation qu'il en a faite, je me bornerai à indiquer les points suivants qui sont du domaine scientifique.

Nous devons accorder une importance particulière au titre : « Du rôle chimique de la membrane dans les phénomènes osmotiques ». Ce titre est une manifestation contre les idées du moment, qui limitent l'osmose à un phénomène physique se jouant entre deux liquides ou solutions, phénomène où l'on pense deviner que les ions — là où il s'en forme — et leurs charges, auraient un rôle important. Au contraire FLUSIN, en accord avec la pensée de GRAHAM, ramène la chimie au premier plan.

On comprendrait mal l'unité de son œuvre si l'on ne précisait le sens du terme « rôle chimique » mieux qu'il ne prit soin de le faire lui-même. Quelques textes laisseraient penser qu'il n'a visé que les cas d'actions chimiques au cours desquelles des substances dissoutes modifient plus ou moins profondément la nature de la membrane : « Le corps dissous imprégnant la membrane peut parfois réagir chimiquement sur elle et altérer ses propriétés absorbantes ». Mais, suivant là encore l'enseignement de GRAHAM, FLUSIN voit, à n'en pas douter, dans les phénomènes d'imbibition par lesquels la substance de la membrane se lie avec un solvant un phénomène chimique indiscutable. Il néglige de défendre cette idée ; mais on sait quels en sont les arguments. Le dégagement de chaleur qui accompagne la formation d'un hydrate caractérise ce phénomène comme un fait chimique. Dans l'imbibition des colloïdes, on passe insensiblement de faits où le dégagement de chaleur est aisément mesurable, à ceux où l'imperfection de nos moyens calorimétriques laisse nécessairement place aux interprétations. Les phénomènes « chimiques » qui accompagnent l'imbibition, voilà les faits communs à toute expérience d'osmose et qui définissent un rôle chimique de la membrane dans les phénomènes osmotiques.

Si bien qu'à l'interprétation classique qui ramène l'osmose

aux phénomènes de diffusion dûs à l'attraction réciproque du dissolvant et du corps dissous (s'il s'agit d'osmose des solutions) ou des deux liquides en présence (s'il s'agit d'osmose des liquides purs), FLUSIN oppose une interprétation où le facteur principal de l'osmose est remis au jeu de la membrane. Et la preuve, c'est que parmi les cas portant sur les liquides purs, FLUSIN en cite plusieurs où l'osmose se produit entre des liquides dont l'attraction réciproque est nulle — eau saturée d'éther opposée à l'éther saturé d'eau — eau opposée à benzène. De plus, si FLUSIN souscrit aux lois classiques de l'osmose, lorsqu'il utilise la membrane de ferrocyanure de cuivre, avec les seules substances pour lesquelles elle est rigoureusement semi-perméable (glucose et saccharose), il nie toute valeur primordiale à ces lois dans les cas où la membrane est perméable, si peu que ce soit. L'osmose est alors sous la dépendance de facteurs multiples et les facteurs primordiaux concernent les phénomènes d'imbibition. Ce sont :

1) le coefficient d'imbibition de la membrane pour le liquide actif ;

2) la diminution de ce coefficient d'imbibition, due à la présence du liquide actif ou du corps dissous.

Les recherches de FLUSIN ont porté principalement sur deux types de membranes inertes — membrane de parchemin, vessie de porc. Confrontant les faits relatifs à l'imbibition et aux débits osmotiques pendant des temps courts, elles ont mis en œuvre, patiemment, une série de résultats numériques. Les résultats principaux s'expriment dans les tableaux définissant les variations du coefficient d'imbibition, — de la concentration des solutions absorbées, — du poids du corps dissous absorbé, — et surtout de l'osmose et de la diosmose, en fonction de la concentration, de l'imbibition, de la nature des solutions. Si cet effort considérable permet de dénier toute valeur aux lois osmotiques classiques quand il s'agit des membranes perméables, FLUSIN doit conclure : « Les résultats numériques que j'ai obtenus ne sont malheureusement pas assez précis pour conduire à la relation qui unit ces trois variables (coefficient d'imbibition, diminution du coefficient d'imbibition, attraction réciproque des molécules) au débit osmotique. Ils permettent seulement de mettre en évidence, dans les cas favorables, le jeu mutuel des agents qui concourent à produire et régler les transports osmotiques ». Le fait le plus frappant que

FLUSIN pense avoir établi, à propos de la vessie de porc par exemple, c'est que le « débit osmotique dépend, en signe et en intensité, de la diminution du pouvoir d'imbibition ».

D'après l'aperçu que j'en ai donné plus haut, mes recherches auront donc une conclusion apparentée à celles de GRAHAM et FLUSIN. On verra qu'elles aussi formeront de l'osmose l'image d'un phénomène réglé par la membrane et où les affinités des substances dissoutes passent au second plan. Elles s'exercent toutefois sur une membrane plus complexe encore, faite de cellules vivantes qui, suivant la physiologie végétale, doivent apporter une collaboration importante aux faits osmotiques. Il faut penser d'ailleurs que la complexité ainsi rencontrée ne fait pas ici, du problème de l'osmose, un faux problème, sans intérêt physiologique réel. Les migrations d'eau et de substances dissoutes, réglées partiellement par des forces analogues à celles que l'expérience peut mettre en jeu constituent, avec les phénomènes de conduction cellulaire, une part essentielle de la vie des tissus végétaux.

CHAPITRE PREMIER.

MATÉRIEL.

Les recherches que j'ai faites ont porté sur des disques de tissu médullaire de tubercules de Pomme de terre.

VARIÉTÉ UTILISÉE.

La variété employée a été l'Esterlingen, vulgairement appelée Sterling. Suivant la saison il s'est agi de pommes de terre nouvelles, c'est-à-dire récoltées peu de temps avant leur utilisation, mais choisies parmi les tubercules qui avaient à peu près achevé leur croissance, ou de pommes de terre conservées depuis quelques temps déjà et alors relativement moins riches en eau.

TECHNIQUE DE PRÉPARATION DES DISQUES.

L'obtention de ces disques impose d'abord qu'on découpe un tubercule en tranches d'épaisseur égale. J'ai employé suivant les cas 2,5 mm., 3 mm. et 5 mm. d'épaisseur.

On songera naturellement à faire ces coupes à l'aide d'un microtome. Il est plus simple d'avoir recours à des méthodes moins perfectionnées, mais dont les résultats sont tout à fait satisfaisants après un peu d'exercice.

On a fixé sur une planchette bien dressée trois plaques de bois ou de fibre ayant l'épaisseur des tranches qu'on veut obtenir (fig. 1). Après avoir préparé une section plane du tubercule orientée perpendiculairement à l'axe qui unit le bourgeon à l'ombilic, on pose cette section contre le socle. On maintient la pomme de terre de la main gauche. De la main droite, on met en mouvement un couteau à lame mince (couteau à cerveau) bien plaqué sur les glissières. Sans précautions il arriverait que la progression du couteau soulève le tubercule et don-

ne une tranche taillée en biseau ; il faut exercer une pression convenable sur la pomme de terre pour éviter ce défaut. Il est utile de contrôler avec un palmer l'épaisseur des tranches ainsi obtenues.

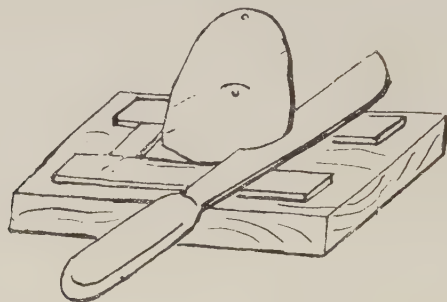


FIG. 1. — Préparation des disques de pomme de terre.

Après la section on peut débarrasser les surfaces du liquide qui les mouille et de l'amidon qui a été libéré des cellules ouvertes. On étanche donc sur papier filtre. Dans certains cas, avant d'étancher, on lave rapidement à l'eau pour enlever l'amidon.

CARACTÈRES DU TISSU MIS EN ŒUVRE.

On sait quelle est la constitution d'un tubercule de pomme de terre : on distingue sans peine, à quelques millimètres sous l'écorce, sur une section menée perpendiculairement à l'axe, la trace des vaisseaux longitudinaux. Toute la partie centrale est constituée par la moelle. Celle-ci comporte des zones d'opacité différente, du fait de l'accumulation irrégulière d'amidon, plus abondant dans la région externe de la moelle, bien blanche, que dans la région centrale, translucide.

Il est utile de rappeler que ce tissu est un parenchyme formé de cellules polyédriques irrégulières à membranes minces, laissant entre elles des méats très peu importants remplis d'air. La couche de cytoplasme a toujours une épaisseur appréciable ; elle est plus ou moins bourrée d'amidon dont les grains sont localisés surtout à un pôle de chaque cellule ; une vacuole dont l'importance volumétrique est moindre que dans la plupart des parenchyms, complète la cellule.

Ce tissu comporte environ 400 d'eau pour 100 parties sèches, et la masse des substances membranaires semble être de l'ordre de 5 p. 100 de la masse sèche.

NATURE DES EXPÉRIENCES.

Ce matériel végétal est soumis à deux sortes d'expériences.

Les unes, expériences d'osmose, nécessitent l'interposition du disque de tissu médullaire entre deux milieux liquides différents. Le disque utilisé n'est pas séparé de la lame qui vient d'être préparée : les bords de cette lame sont pincés entre deux surfaces rodées, ménageant au centre une surface libre, circulaire, de 25 mm. de diamètre ; une pression convenable est exercée pour assurer l'étanchéité. Cette pression exprime lentement une partie de l'eau que contenaient les cellules, mais ne tue point celles-ci ; elles retrouvent leur turgescence quand, le serrage prenant fin, on les replace dans l'eau.

Les autres, expériences d'imbibition, portent sur des disques de 25 mm. de diamètre, découpés à l'emporte-pièce, exclusivement dans la région médullaire.

CHAPITRE II.

L'OSMOSE ÉTUDIÉE AVEC L'APPAREIL VERTICAL.

A. — L'appareil vertical et ses formes.

Pour étudier l'osmose à travers la lame végétale, j'ai d'abord appliqué à ce matériel la méthode classique dérivant de l'osmomètre de DUTROCHET où la mesure des volumes échangés est faite dans un tube jaugé.

Les modifications principales à cette méthode sont imposées par le montage de la lame du tubercule entre les deux pièces de verre rodées qu'une monture métallique permet de serrer, rendant étanche le joint ainsi obtenu.

Les deux masses de liquide à disposer de part et d'autre de la lame sont choisies de petit volume, afin d'atteindre rapidement à l'équilibre ; aussi les tubes de verre élargis en plaques rodées sont-ils relativement courts. Appliqués de chaque côté



Fig. 2. — Le disque de pomme de terre et les deux pièces de verre rodées qui le maintiendront.

de la tranche de tubercule, ils constituent chacun un petit godet (fig. 2). Ils peuvent être à leur ouverture libre obturés par un bouchon de caoutchouc qui délimite au contact de la paroi une petite chambre ou réservoir de 8 ou 10 cm³ suivant qu'on enfonce plus ou moins le bouchon. Celui-ci, percé d'un trou, porte un tube semi-capillaire d'un diamètre intérieur connu.

Suivant les questions qu'il s'agissait d'aborder, j'ai utilisé plusieurs dispositions différentes qui présentent toutes en commun le fait que la lame de tissu était placée horizontalement, et l'axe de l'appareil verticalement (fig. 3).

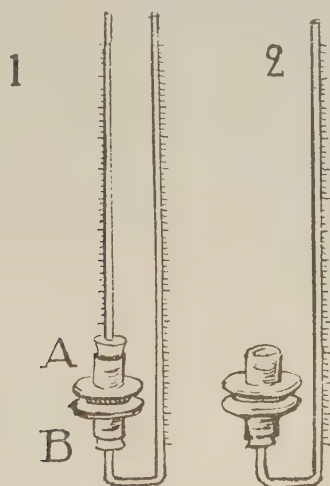


FIG. 3. — Deux formes de l'appareil vertical : 1. à deux tubes jaugés. — 2. à un seul tube, relié au godet inférieur.

1. Si l'on veut suivre également les variations des volumes liquides des deux côtés de la paroi, l'appareil peut porter deux tubes verticaux.

2. Avec le dispositif à un seul tube, fixé par un bouchon au bas de l'appareil, on se contentera de mesurer le déplacement ascendant du liquide et la solution concentrée sera nécessairement placée dans le réservoir inférieur. Ce dispositif a l'avantage de permettre le renouvellement du liquide du réservoir supérieur.

3. Pour éviter les variations de pression qui sont la consé-

quence d'un mouvement de liquide, j'ai parfois utilisé des tubes horizontaux.

On trouvera ci-après, comme exemples, les résultats de quelques expériences réalisées avec ces appareils.

B. — Hypothèse de travail.

Le type d'expérience le plus simple consiste à placer de part et d'autre de la lame végétale une solution aqueuse et de l'eau. Si les phénomènes d'osmose tels qu'ils sont théoriquement définis, jouent au travers de cette lame, on doit constater les faits suivants :

Le liquide s'élève dans le tube en rapport avec la solution. Si la lame est hémiperméable, la solution relativement concentrée et les deux volumes liquides peu importants (de l'ordre de 10 cm^3 pour une surface de 5 cm^2), toute l'eau doit être appelée vers la solution, car la pression hydrostatique ainsi créée demeure nécessairement inférieure à la pression osmotique de la solution.

Si la lame est perméable, le mouvement de l'eau doit prendre fin quand la diffusion a réalisé des concentrations égales dans les deux godets (avec une faible correction pour la dénivellation créée par le mouvement). Enfin, suivant que la lame est poreuse ou non, on peut s'attendre à un reflux du liquide du niveau le plus élevé vers le niveau inférieur, qui ramènerait à l'équilibre hydrostatique, ou bien la stabilisation se produit.

C. — Résultats expérimentaux.

I. — Etude du mouvement d'eau.

UN EXEMPLE : KCl (N) OPPOSÉ A L'EAU.

Voici les phénomènes que l'on constate régulièrement dans les conditions expérimentales définies : disque de 2,5 mm. d'épaisseur ; eau dans le godet supérieur A, KCl (solution N) dans le godet inférieur B— en observant uniquement le tube en relation avec B.

1° L'osmose se réalise, car le niveau s'élève.

2° L'ascension, lente et hésitante quelques minutes, s'accé-

lère bientôt et atteint un régime qu'elle maintient un certain temps.

On peut fractionner d'abord le temps en périodes de deux heures. Dans les conditions utilisées, en deux heures, le ménisque observé s'est élevé de 50 mm. dans un tube de 4 mm. de diamètre. Les deux heures suivantes, de 9,8 mm. Il n'est plus utile ensuite de périodes aussi courtes, car le mouvement d'eau est à peu près terminé. Vingt quatre heures donnent encore une élévation de 2,2 mm. Le ménisque est dès lors stabilisé. En somme six heures épuisent à peu près le mouvement d'eau.

Dans l'exemple étudié, qui constitue un cas moyen, la quantité d'eau qui filtre au maximum, à l'heure, par centimètre carré du disque, est de 71,3 mm³.

3° Lors de l'arrêt du mouvement d'eau, il peut persister une différence très importante des niveaux entre A et B : il ne se réalise pas (ou seulement avec une vitesse indéfiniment faible qui rend une mesure impossible) un équilibre hydrostatique.

INFLUENCE DE LA CONCENTRATION.

La comparaison des résultats obtenus avec plusieurs concentrations de KCl par exemple est très importante :

Soit par exemple la série 3N:10, N:2, N, 2N à l'étude de laquelle correspondent le tableau I et le graphique de la figure 4.

TABLEAU I.

Mouvement d'eau à travers un disque de 3 mm. d'épaisseur en fonction de la concentration en KCl.

Temps	1. Hauteurs manométriques pour les concentrations				2. Volume d'eau en mm ³ filtré par heure et par cm ²			
	2N	N	N : 2	3N : 10	2N	N	N : 2	3N : 10
2 h.	70	50	35	27,5	100	71	59	40
4 h.	88	85,2	59	44,3	26	50	34	24
6 h.	93	95	69,6	50,5	7	14	15	9
28 h.	—	97,2	89,6	55,5	—	0,3	3	0,6
52 h.	—	97,2	98	58,5	—	0	1	0,3
76 h.	—	97,2	98	58,5	—	0	0	0

a) Pendant les deux premières heures, il y a une certaine proportionnalité entre le mouvement d'eau M et la concentration C . Le quotient $M : C$ est, pour les quatre termes de la série :

$$9,2 - 7 - 5 - 3,5 ;$$

le quotient $M : \log. C$ est :

$$5,7 - 5,0 - 5,0 - 5,4 ;$$

le mouvement d'eau est donc proportionnel au logarithme de la concentration.

b) Dès le second temps, l'effet osmotique se ralentit. Ce fait est surtout frappant pour $2N$ où le mouvement est presque terminé après quatre heures. Le même résultat est atteint pour N après six heures. La variation entre six et vingt quatre heures est à peine sensible. Le niveau atteint se maintient.

Avec $N:2$, à l'effet osmotique rapide, épuisé lui aussi après six heures, succède un effet osmotique lent qui se prolonge quarante huit heures.

$3N:10$ comporte aussi mouvement osmotique rapide durant six heures, prolongé quarante huit heures par un mouvement osmotique lent.

c) Le niveau maximum auquel conduit l'appel d'eau osmotique ne dépend de la concentration que si celle-ci est faible.

Autrement dit, la quantité d'eau passée au total par centimètre carré de disque jusqu'à l'épuisement de l'effet osmotique est la même pour les concentrations élevées (pour $2N$, N , $N:2$, elle est de $0,28 \text{ cm}^3$. Pour $3N:10$, concentration faible, elle est simplement $0,17 \text{ cm}^3$). La quantité maximum d'eau filtrant à travers un disque donné dépendrait plus de ce disque que des conditions physiques auxquelles il est soumis.

Je me contenterai de signaler que l'action d'autres substances produit des phénomènes analogues, mais les quantités d'eau mises en mouvement montrent l'importance de la nature chimique du corps utilisé : avec KI par exemple, la solution N peut déterminer l'appel de $0,15 \text{ cm}^3$ d'eau par heure et par centimètre carré du disque et la limite atteinte au total est plus élevée. Les propriétés du disque et les caractères physiques des solutions ne suffisent pas à définir le phénomène.

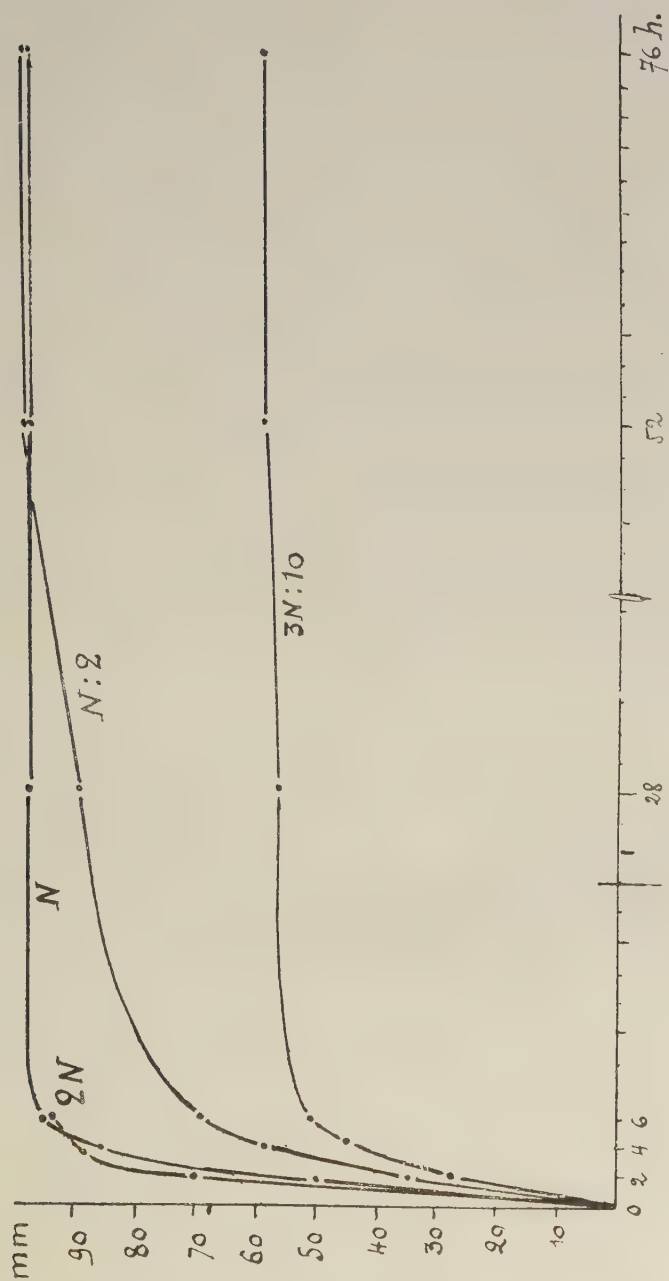


FIG. 4. — Graphique montrant le mouvement d'eau étudié avec l'appareil vertical. (KCl ; disques de 3 mm. d'épaisseur).

RÉSULTATS FOURNIS PAR L'APPAREIL A DEUX MANOMÈTRES.

L'utilisation de cet appareil montre d'autres faits.

On constate que la variation n'est pas la même exactement dans les deux tubes : positive dans l'un, négative dans l'autre, on imaginerait qu'elle doit être de valeur égale. On trouve par exemple pour quatre appareils préparés de même (en A : eau ; en B : KCl N) avec des disques provenant du même tubercule, après trois heures trente minutes : — 12 et + 52 ; — 31 et + 65 ; — 22 et + 46. Dans les quatre heures qui suivent, les différences vont s'accroître encore : le volume limité par les deux ménisques s'est trouvé augmenté de 0,5 cm³ et plus. En réalité, deux faits peuvent concourir à ce résultat :

1° la plasmolyse d'un tissu s'accompagne de l'augmentation du volume des méats ;

2° la pression sur les bords du disque exprime de l'eau cellulaire.

Le fait est d'autant plus important qu'après un temps d'action du liquide concentré qui déshydrate le tissu, il est nécessaire de resserrer la monture de l'appareil. Ce serrage exprime de l'eau du tissu plasmolysé. L'eau exprimée est attirée presque exclusivement par la solution concentrée.

II. — Etude du mouvement des substances dissoutes.

Pour établir la perméabilité du disque aux substances dissoutes, j'ai recherché celles-ci par dosages. Avec KCl par exemple, j'ai procédé au dosage des chlorures par différence, par la méthode de VOLHARDT (nitrate d'argent et sulfocyanate). Je déterminais la concentration en A et en B (j'isolais d'abord, sous les indices *a* et *b*, le contenu des tubes manométriques). D'après les volumes liquides mesurés, je calculais les quantités.

Dans tous les cas, j'ai trouvé qu'un mouvement de la substance dissoute était corrélatif du mouvement de l'eau et se produisait en sens inverse de celui-ci. Même lorsque l'on oppose de l'eau à une solution de chlorures N:10, on peut, après 24 heures, mettre en évidence des traces de chlorures passés dans l'eau. Avec une solution N:2 (titrant 5 cm³ de solution décimale pour 1 cm³), on retrouve par centimètre

cube une quantité de chlorures correspondant à 0,2 cm³ de cette solution : le titre de cette solution est donc 4 p. 100 de celui de la solution introduite. Avec N, ce titre s'élève à 10 p. 100, et avec 2N, à 16 p. 100. La proportion de chlorures diffusés au travers du disque en un temps donné s'accroît donc avec la concentration.

Il est difficile de suivre le phénomène en fonction du temps. La détermination de la concentration de la solution réalisée en A par la diffusion et de la quantité totale diffusée exige qu'on mette fin à l'expérience. Voici les résultats obtenus dans une telle expérience utilisant, entre de l'eau et une solution N de KCl, cinq tranches d'une même pomme de terre, placées dans des conditions identiques, dans cinq appareils différents; chacune des expériences est arrêtée après un temps convenable; la juxtaposition des valeurs obtenues permet de reconstituer la courbe traduisant le phénomène.

TABLEAU II.

Mouvement du KCl à travers un disque de 3 mm. d'épaisseur.

Appareil n°	Temps	En A		En B	
		Concentration (en cm ³ N : 10)	Quantité passée	Concentration (en cm ³ N : 10)	Quantité restante
22	2 h.	0,055	0,45	9,40	103
24	6 h.	0,14	1,05	8,2	102,5
26	24 h.	1,40	10,65	7,0	93
25	48 h.	2,10	16,25	5,8	79,5
23	72 h.	3,15	23	5,5	76,3

On voit que les quantités diffusées ne sont pas exactement proportionnelles au temps. La variation de concentration des chlorures dans le godet A est une courbe en S. Le début du passage est lent : nécessité de traverser les 3 mm. du disque, peut-être aussi mouvement de l'eau (alors à son maximum) en sens contraire du mouvement du sel. C'est entre 6 heures et 24 heures qu'il passe en moyenne à l'heure la quantité la plus importante de sel. Plus tard cette quantité décroît.

Voici par exemple les valeurs du débit moyen de KCl, calculées d'après les données du tableau précédent et de celui relatif à N : 2.

Temps		Débit moyen par heure et cm ² en mg. de KCl	
		N/2	N
entre	0 et 2 heures	0,11	0,33
—	2 et 6 —	0,075	0,22
—	6 et 24 —	0,24	0,90
—	24 et 48 —	0,16	0,34
—	48 et 72 —	0,12	0,42

On voit que le débit moyen par heure et centimètre carré est à peu près trois fois plus fort pour N que pour N:2 ; la perméabilité augmente avec la concentration. Ces faits montrent que la lésion due à l'action du sel sur la matière du disque rend le disque plus perméable.

III. — Comparaison des durées du mouvement de l'eau et du mouvement du sel dissous.

C'est là le point le plus important de la recherche faite avec l'appareil vertical. Nous avons vu que le mouvement d'eau s'arrête à peu près après 6 heures, tout au moins le mouvement rapide, de caractère osmotique indiscutable, toujours présent au début de l'expérience avec les différences de concentrations étudiées. Or quel est, à la sixième heure, l'état des concentrations dans les deux godets ?

	Concentrations (exprimées en cm ³ , N/10)	
	en A	en B
2N	0,70	16
N	0,14	8,2
N/2	0,043	4,8
3N/10	> 0	2,5

Ainsi, dans le cas de 2N par exemple, la différence de concentration s'exprime encore par 15,3 cm³, soit 1,53 N et pourtant le mouvement osmotique est terminé ; alors qu'une différence de N et même de N:2 suffit à déterminer un mouvement osmotique aussi considérable que celui que fournit 2N. *Ce n'est donc pas la différence de concentration qui joue comme déterminant du mouvement d'eau.*

Mais ce résultat capital est-il obtenu dans une expérimentation exempte de toute critique ? Nous verrons qu'on pourra dire que les concentrations déterminées dans les dosages, ob-

tenues par mélange homogène du contenu de chaque godet, ne sont peut-être pas les concentrations réelles au contact du disque et réglant les phénomènes ; il nous sera possible ultérieurement de répondre à cette objection.

IV. — Expériences avec renouvellement d'un milieu.

L'emploi de l'appareil vertical fournit un second type d'expériences apportant d'importantes précisions sur le phénomène d'osmose. On munit l'appareil d'un seul tube, en relation avec B où est placée la solution osmosante. En A, on introduit de l'eau qu'on protège par un couvercle posé sur le godet. A temps fixe, toutes les 24 heures par exemple, on prélève le liquide A, en mesure le volume, et fait le dosage de la substance diffusée. On replace en A 5 cm³ d'eau pure. En fin d'expérience, on démonte l'appareil et procède de même au dosage de la substance dissoute, en B.

Voici, par exemple, le protocole d'une telle expérience :

Disque de 5 mm. d'épaisseur. — En B, au départ KI, solution N.

TABLEAU III.

*Etude de l'osmose avec renouvellement de l'eau en A
(une fois par 24 heures).*

Temps Heures-minutes	Déplacement du ménisque mm.	En A		En B		Pourcentage du sel passé
		Volume prélevé cm ³	Concentration (mg. par cm ³)	Variation de concentration	Concentration calculée	
48	10				161,4	
2,28	36					
4,23	60					
5,11	65					
22,48	93	4	10,6	5,3	156,1	6,6
28,18	100					
45,48	124	4,5	14,2	8,0	148,1	9,1
52,13	142					
70,18	148	4,1	17,2	8,9	139,2	11,6
94,13	139	4,8	23,8	14,2	125,0	17,1
118	120,5	4,8	23,8	14,2	110,8	19
142	104	4,8	21,2	12,7	98,1	19,2
165	90	4,8	19,3	11,6		19,6
Dosé en fin d'expérience :					86,5	

L'expérience établit plusieurs faits.

A. — MOUVEMENT DE L'EAU.

1° Le renouvellement de l'eau en A, permettant la diffusion de la substance dissoute présente dans le tissu de pomme de terre, redonne une nouvelle activité au passage d'eau.

La forme de la courbe se trouve modifiée : elle était une sorte de logarithmique ; sur celle-ci vient s'en greffer une seconde qui en porte à son tour une troisième ; chaque changement de l'eau est l'occasion d'un relèvement de la pente (fig. 5).

2° La dénivellation totale réalisée est plus forte que celle à laquelle eût atteint l'expérience faite sans renouvellement de l'eau.

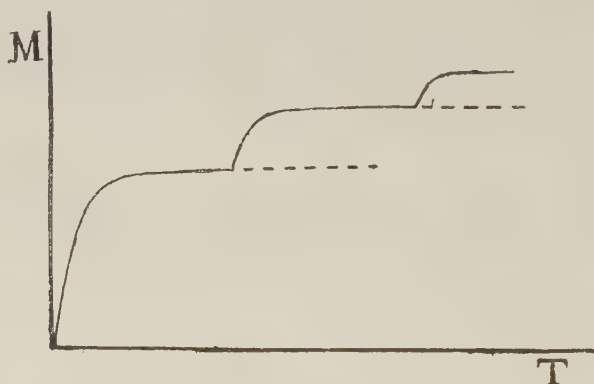


FIG. 5. — Les courbes successives montrant la reprise du mouvement d'eau après renouvellement de l'eau en A.

B. — MOUVEMENT DE LA SUBSTANCE DISSOUE.

La concentration du liquide prélevé chaque 24 heures en A croît d'abord, pendant les quatre premiers jours. Elle demeure stationnaire, puis s'abaisse.

La quantité de sel qui traverse le diaphragme dans l'unité de temps suit une variation parallèle.

Mais en B, la concentration s'abaisse progressivement. On peut la recalculer, à chaque moment, en ajoutant à la concentration en fin d'expérience, celle que réaliserait l'introduction dans le volume du godet B (8 cm³) du sel diffusé au cours de l'expérience. Une preuve est donnée du bien fondé de ce calcul par le fait que la concentration au départ ainsi calcu-

lée est 161,4, alors que la concentration effective était de 166.

On voit enfin que la concentration saline réalisée en A en 24 heures est une fraction d'autant plus forte de la concentration présente en B que la durée de l'expérience a été plus grande. La perméabilité du diaphragme au sel, qui s'accroît considérablement au cours des quatre premiers jours, continue à s'accroître jusqu'à la fin de l'expérience.

On remarquera comme précédemment dans les expériences sans renouvellement, qu'au moment où le remplacement du liquide en A devient inefficace, il persiste une très grande différence de concentration des deux côtés de la paroi. Après 72 heures, il ne se produit plus de mouvement d'eau, alors que l'on oppose des deux côtés du disque l'eau pure et une solution très voisine de 9N : 10.

Discussion.

A travers le tissu médullaire de pomme de terre, l'osmose se produit. L'ensemble du tissu est perméable aux substances dissoutes, dès le début de l'expérience, alors que l'intégrité des cellules est parfaite.

Les divers types d'expérience utilisés établissent également que, au travers du tissu parenchymateux, le phénomène d'osmose n'est pas uniquement l'expression d'une différence de concentration entre les deux milieux opposés l'un à l'autre. Le mouvement d'eau, qui est, à nos yeux, la caractéristique fondamentale de l'osmose, cesse bien avant que l'égalité de concentration soit obtenue sur les deux faces du disque employé.

C'est la pénétration des substances dissoutes au travers du disque qui modifie celui-ci et a pour effet d'arrêter l'osmose. Le renouveau qu'on en obtient en changeant la solution qui s'est réalisée en A du fait de la diffusion de la substance dissoute, est dû à ce qu'on purge le tissu d'une partie de cette substance. Le tissu paraît d'ailleurs avoir subi des modifications irréversibles : cette lésion se traduit par l'augmentation de la perméabilité aux substances dissoutes.

Tous ces faits montrent l'importance de la participation de la paroi au phénomène d'osmose. Celui-ci n'est pas un fait physique simple exprimant les lois des solutions.

Critique de l'appareil vertical.

S'il est possible avec l'appareil simple que j'ai utilisé d'abord d'établir ces faits importants, diverses critiques doivent être adressées à l'appareil quand il s'agit d'en obtenir des valeurs numériques précises, se prêtant à une étude exacte du phénomène osmotique et par exemple à l'établissement d'une courbe du mouvement d'eau.

1° *Déformation de la paroi.* — Le déplacement d'un ménisque dans un tube jaugé n'indique exactement le passage d'eau réalisé que si la paroi filtrante ne s'est pas déformée. GRAHAM tendait ses membranes sur une surface conique; FLUSIN maintenait les siennes entre deux treillages métalliques très fins. La lame de pomme de terre est plane au moment du montage; elle se déforme parce que ses deux faces, au contact de liquides différents, s'imbibent inégalement — ou même simplement augmentent leur imbibition.

Le fait est surtout frappant lorsqu'on met des deux côtés du disque de l'eau pure. La variation d'imbibition, que j'étudierai plus tard, tend à augmenter les dimensions du disque; maintenu entre les pièces rodées, il se déforme par torsion (fig. 6).

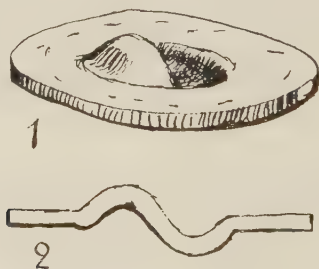


FIG. 6. — Déformation d'un disque après 24 heures de contact avec l'eau, 1, le disque; 2, coupe médiane.

Prélevé dans la région médiane d'un tubercule, un tel disque présente généralement après 24 heures une cloque saillante vers le haut, une autre vers le bas. La déformation peut atteindre jusqu'à 4 mm. de chaque côté. Si l'une des cloques est plus importante que l'autre (ou s'il ne s'en produit qu'une seu-

le : disque prélevé près du bourgeon) une importante variation se réalise dans les niveaux des manomètres. Les valeurs observées (déplacements des ménisques) s'échelonnent entre A : — 52 mm. ; B : + 35 mm. et A : + 66 mm. ; B : — 94 mm.. On les traduirait en imaginant un mouvement d'eau compris entre 0,70 et 1,16 cm³, là où ne peut jouer aucune différence de concentration.

Cette déformation de la paroi intervient toujours à la mise en route d'une expérience d'osmose. C'est elle sans doute qui obligeait FLUSIN à attendre que le mouvement d'eau soit régulier pour définir le début d'une expérience. Si la concentration la plus forte est supérieure à N:4, la déformation est sans importance ; son action sur le ménisque du manomètre ne fausse pas sensiblement le mouvement d'eau apparent.

Cette déformation, due à l'imbibition, rend impossible de vérifier avec ce dispositif, dans le cas de l'eau, que de faibles pressions hydrostatiques ne s'égalisent pas, ou avec une lenteur infinie, au travers du disque.

On prendra, pour cet essai, une solution ne changeant pas l'imbibition de la pomme de terre.

		30 min.	24 h.	48 h.
en A	KCl N : 5			
en B	KCl N : 5			
	disque : 3 mm.	— 2 + 6	— 2 + 11	0 + 13

Avec une dénivellation de 150 mm., le mouvement d'eau en 48 heures est nul. L'excédent (+ 13 = 0,2 cm³) est l'eau exprimée par le serrage de l'appareil.

2° *Diffusion*. — La position horizontale du disque crée pour la diffusion des conditions spéciales.

Si, comme dans les expériences précédentes, l'eau est en A, la solution en B, les différences de densité ralentissent la diffusion. Celle-ci est activée si on inverse les positions. Par exemple, avec KCl N opposé à l'eau et un disque de 3 mm. (vingt quatre heures), voici les indications manométriques et les concentrations :

	Indications manométriques		Concentration	
	A	B	A	B
eau en A	— 88	+ 114	1,2	6,9
eau en B	+ 148	— 190	3,7	1,25

Le mouvement d'eau et le passage de la substance dissoute sont plus importants, quand l'eau est en B. Avec 2N opposé à l'eau, les faits sont plus nets encore : après vingt quatre heures, les concentrations sont encore très différentes si l'eau est en A (2,9 contre 13,8) ; elles sont presque égales si l'eau est en B (9,2 contre 8,4).

On pourrait donc imaginer que, dans l'appareil en équilibre, le mouvement osmotique terminé, les conditions seraient les suivantes: au dessus de la solution saline dont le titre n'a que peu varié, se trouverait juste au contact du tissu une couche de solution diluée dans l'eau osmosée. Et de l'autre côté, intercalée entre le disque et l'eau pure, une mince couche de solution saline, due à la diffusion du sel. L'équilibre théorique dont mes expériences contredisaient qu'il se réalisât, pourrait exister entre ces deux couches liquides.

Aussi, malgré l'intérêt des résultats obtenus, était-il nécessaire de vérifier les conclusions en recourant à un appareil où une agitation continue assurerait un contact effectif de solutions homogènes avec le disque au travers duquel se produit l'osmose.

CHAPITRE III.

ÉTUDE DE L'OSMOSE AVEC L'APPAREIL HORIZONTAL.

Pour me permettre de réaliser une expérimentation exempte de critiques, M. le Professeur PLANTEFOL m'a fait utiliser un second type d'appareils qui constitue un progrès indiscutable sur les dispositifs de mes devanciers. Même l'appareil horizontal de RAOULT, employé par FLUSIN, présente le défaut de ne pas assurer une agitation des liquides au contact de la membrane. Son emploi a pu être fait par FLUSIN pour deux raisons : les mesures sont limitées à un temps très court ; les deux masses liquides opposées sont considérables. Mais, adoptant ces conditions expérimentales, FLUSIN sacrifiait une partie importante de ce qui devait être le but de sa recherche : se bornant à la mesure de la vitesse du phénomène osmotique, au début de celui-ci, FLUSIN n'en pouvait constater le terme ; il laissait croire à qui était imbu de la doctrine classique que les faits observés par lui constituaient des faits de régime auxquels sans doute seule la réalisation de pressions limites allait mettre fin ; de plus, l'emploi répété, dans certaines expériences, des mêmes membranes utilisées un temps court et régénérées par lavage, ajoutait à la notion que ces faits devaient être exactement réversibles.

Au contraire, l'appareil avec lequel j'ai travaillé permet une grande variété de recherches.

A. — Description.

La partie essentielle est celle même sur laquelle était construit l'appareil vertical. Sur la tranche de parenchyme médullaire de pomme de terre sont serrés deux tubes de verre à rodages plans au moyen d'une monture métallique comportant trois vis avec écrous à oreilles.

On place tour à tour au contact de 5 cm² de paroi libre

les deux liquides à opposer. Un liquide versé (godet A, par exemple), on bouche le godet avec un bouchon de caoutchouc à un trou C_1 portant un tube de verre capillaire V_1 dépassant le bouchon de 2 cm. environ. On coiffe le bouchon par un tube de verre à fond plat percé d'un trou en son centre. Ce capuchon doit s'ajuster parfaitement sur le bouchon de caoutchouc (fig. 7).

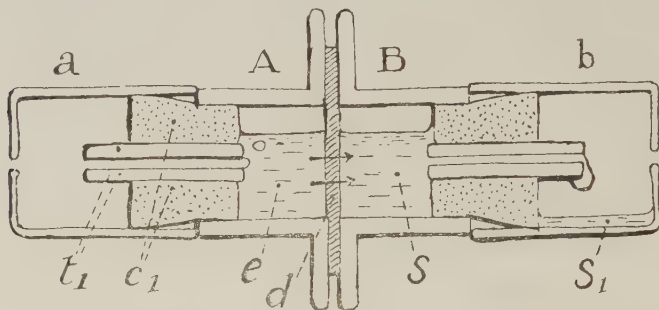


FIG. 7. — Schéma de l'appareil horizontal (coupe longitudinale). — A et B, les deux pièces de verre serrées sur le disque d . Posés sur le godet A, le bouchon de caoutchouc c , portant un tube capillaire t , et un capuchon de verre a . Les liquides : e , eau, appelée à travers la paroi suivant les flèches ; s , la solution déterminant l'osmose ; s_1 , l'excès de solution tombé dans le capuchon b .

La mise en place des liquides se fait successivement dans les deux tubes, 8 cm³ sur chaque face du disque ; en enfonçant le bouchon, on laisse au dessus du liquide environ 2 cm³ d'air qui assureront la respiration du tissu (que négligeait nécessairement l'appareil vertical).

Les mouvements de liquide qui vont se produire vont avoir l'effet suivant : opposant de l'eau (en A) à une solution saline N (en B), nous allons déterminer un appel d'eau de A vers B. Le volume de liquide en B augmente. L'appareil étant horizontal, c'est non pas l'air enfermé dans le godet B, mais du liquide de celui-ci qui doit être expulsé par le tube capillaire. Ce liquide va tomber dans le capuchon b où il s'accumule. Du côté de A, le départ d'eau crée, à travers le tube capillaire, un appel ; de l'air barbotte dans l'eau bulle à bulle.

L'expérience terminée, avec une pipette fine introduite par le trou du capuchon b , on aspire le liquide qui s'est écoulé par le tube capillaire, on le mesure très exactement. Enlevant le bouchon avec son tube capillaire, on recueille et mesure le liquide présent en B ; généralement 8 cm³, si aucune défor-

mation de la paroi ne s'est produite. Le capuchon *a* est d'ordinaire sec (à moins qu'une déformation de la paroi due à l'imbibition de cette face, n'ait expulsé quelques gouttes de liquide). Le bouchon retiré, en A, on pipette et mesure le liquide restant.

Les liquides ainsi recueillis sont soumis au dosage, exactement comme dans le cas de l'appareil vertical.

Comment se réalise l'agitation des appareils durant l'expérience ? Sur un arbre horizontal (mû par moteur électrique et réducteur de vitesse tournant à environ un tour par seconde) sont montées par serrage de vis, deux joues en bois, percées de trous permettant d'engager horizontalement les capuchons et tubes des appareils (fig. 8). Je disposais pour mes recherches de deux agitateurs permettant de monter chacun quatre appareils. D'où la possibilité de mesures simultanées (témoins et sujets) sur divers disques provenant du même tubercule.

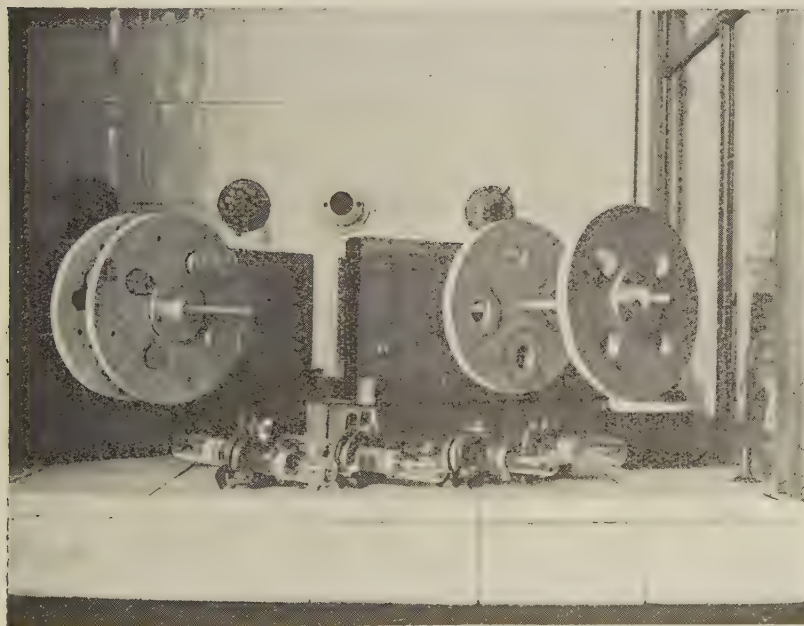


FIG. 8. — Les deux agitateurs sur lesquels étaient montés les appareils horizontaux, agités par rotation lente. On voit au premier plan, 4 des appareils horizontaux devant l'agitateur de droite, non encore monté. L'agitateur de gauche est monté.

B. Précision relative des résultats fournis par les appareils vertical et horizontal.

C'est dans le cas où de l'eau se trouve également en A et en B que les caractères des deux appareils se révèlent le mieux. Nous avons vu que, dans ces conditions, la déformation du parenchyme s'imbibant donnait des résultats tout à fait fantaisistes avec l'appareil vertical. Les renseignements de l'appareil horizontal sont, malgré la déformation qui détermine des mouvements d'eau et d'air variables, aussi sûrs qu'avec d'autres concentrations.

Huit disques, (1 à 8) de 3 mm. d'épaisseur, provenant du même tubercule sont montés, les numéros impairs sur appareils verticaux, les numéros pairs sur appareils horizontaux. 8 cm³ d'eau dans chaque godet ; niveaux égalisés au départ dans les deux tubes des appareils verticaux. Les volumes indiqués ci-dessous traduisent en cm³ la variation réalisée en vingt-quatre heures : d'après la variation de position des ménisques (appareil vertical) — par mesure directe des volumes liquides (appareil horizontal).

N°	Appareil vertical		N°	Appareil horizontal	
	A	B		A	B
1	— 0,70	+ 0,50	2	— 0,4	— 0,4
3	— 0,55	+ 0,33	4	— 0,4	— 0,4
5	+ 0,26	— 0,42	6	— 0,4	— 0,4
7	+ 0,37	— 0,51	8	— 0,4	— 0,4

L'appareil vertical fournit une mesure susceptible en apparence d'une grande précision, de l'ordre du centième de cm³. Mais, au moins dans le cas choisi, cette précision n'a aucune signification, comme le montrent les indications tout à fait discordantes fournies par quatre appareils. L'appareil horizontal ne permet pas, à beaucoup près une mesure aussi précise ; imposant qu'on pipette et mesure les liquides dans trois volumes différents, il oblige à une erreur appréciable due au mouillage des surfaces de verre soit dans les godets et capuchon, soit dans les pipettes. Cette erreur est au total de l'ordre de 0,4 cm³. Sur 16 cm³ d'une solution ne réalisant aucun échange avec le disque, on recueille 15,6 cm³. Toutefois les résultats fournis par cette méthode sont absolument con-

cordants, si on effectue les mesures au dixième de cm^3 . Dans le cas présent, il faut affecter à la perte de mouillage $0,2 \text{ cm}^3$ pour chaque moitié de l'appareil, $0,4 \text{ cm}^3$ représentent l'absorption d'eau par les deux faces du disque qui s'imbibe.

C. — Résultats expérimentaux.

Voici par exemple les résultats obtenus après vingt quatre heures dans une telle expérience opposant, en A : 8 cm^3 d'eau distillée, en B, 8 cm^3 d'une solution de KCl N:2.

1. Volumes de liquide, prélevé en cm^3 .

en A : 5 cm^3

en B : 9 cm^3

en b : $1,9 \text{ cm}^3$

Ainsi 3 cm^3 d'eau ont été appelés de A vers B. L'excédent retrouvé en B + b est $1 + 1,9 = 2,9 \text{ cm}^3$. Mais les pertes par mouillage interviennent en sens inverse dans les deux cas : là où on pense qu'il manque 3 cm^3 d'eau manquent $2,8 \text{ cm}^3$ et là où on mesure un excès de $2,9$ cet excès est probablement voisin de $3,1 \text{ cm}^3$; $2,8 \text{ cm}^3$ appelés au travers du disque ; $3,1$ retrouvés en excès ; la différence s'explique par l'abandon d'eau que fait le disque plasmolysé au contact de la solution N:2.

2. Dosage du KCl dans les trois milieux liquides. — (Concentration exprimée en cm^3 de solution N:10 équivalant à 1 cm^3 de liquide).

en A : $0,21$

en B : $3,2$

en b : $4,2$

On voit que les concentrations en B et même b ont été abaissées (de 5 à $3,2$ et $4,2$) du fait de la dilution par l'eau. En A, la concentration est devenue un peu inférieure au dixième de ce qu'elle serait à l'équilibre.

3. Quantité de sel.

On peut enfin calculer les quantités de sel retrouvées en fin d'expérience :

retrouvé en B	$9,2 \times 3,2 = 29,4$	cm^3
en b	$2 \times 4,2 = 8,4$	cm^3
en A	$5,2 \times 0,21 = 1,09$	cm^3

38,89

mis en œuvre au départ $8 \times 5 = 40$

La différence est fixée par le tissu.

II. — Analyse des résultats expérimentaux.

1° ETUDE DU MOUVEMENT DE L'EAU.

A. — *Sur un appareil isolé.*

Ici, comme avec l'appareil vertical, une expérience isolée opposant des liquides convenablement choisis, met en évidence le phénomène osmotique. En effet on voit, après un temps court, de l'eau perler à l'extrémité du tube capillaire du côté B. Au bout d'une demi heure à une heure suivant les concentrations, une première goutte tombe dans le capuchon du godet ; puis le volume liquide recueilli par le capuchon s'accroît, tandis que les bulles dont le nombre augmente en A, manifestent le passage d'eau de A vers B.

Le fait essentiel à noter, c'est que, dans aucune expérience, on ne constate l'appel vers B de toute l'eau du godet A. Le mouvement se ralentit et s'arrête. On peut préciser le fait, en prélevant le liquide du godet B après 24 heures, puis en replaçant l'appareil sur l'agitateur pour une nouvelle période de 24 heures ; on voit ainsi que le mouvement d'eau est arrêté soit pratiquement (quantité insignifiante), soit totalement (volume nul).

B. — *Par comparaison entre plusieurs appareils, à temps échelonnés.*

On peut étudier avec plus de détail l'ensemble des phénomènes qui se déroulent en juxtaposant les résultats obtenus à l'aide de plusieurs appareils dont on suspend le fonctionnement à des temps échelonnés. Cette méthode est indispensable pour l'étude du mouvement de la substance dissoute. Elle donne d'excellents résultats pour préciser le mouvement d'eau ; on remarquera donc la rigueur d'un phénomène qui se manifeste pareil à lui-même pour plusieurs disques de pomme de terre.

Voici par exemple les résultats concernant le mouvement d'eau en opposant KCl N à l'eau (disque de 3 mm. d'épaisseur). Les volumes indiqués expriment l'excès du volume liquide retrouvé dans le godet B et son capuchon. On se rap-

pellera que sur les 8 cm³, le volume perdu par simple mouillage est de l'ordre de 0,2 cm³.

TABLEAU IV.

Appareil n° Durée de l'expérience	5 (2 h.)	6 (6 h.)	7 (9 h.)	8 (26 h.)	9 (48 h.)
Volume mesuré en B + b.....	8,6	10,7	10,9	11,6	11,3
Volume d'eau ayant franchi la surface B du disque					
a) Volume total.....	0,8	2,9	3,1	3,8	3,5
b) Par périodes successives....	0,8	2,1	0,2	0,7	0
c) Par h. dans chaque période.	0,4	0,52	0,67	0,04	0
d) Par h et cm ² de surface....	0,08	0,104	0,014	0,008	0

On voit que le phénomène présente une allure assez comparable à ce qu'il est avec l'appareil vertical : un premier temps où l'osmose est rapide ; un second temps où elle s'arrête lentement.

Mais notons des différences importantes.

Le premier temps de 2 heures ne correspond pas au mouvement le plus rapide. Même en faisant un second temps de 4 heures, le mouvement d'eau y est plus rapide en moyenne que pendant les 2 premières heures : le phénomène acquiert progressivement sa vitesse maximum.

Tandis que, avec N, l'appareil vertical montrait l'osmose terminée après 6 heures, l'appareil horizontal montre que le mouvement se poursuit jusqu'à 9 heures, et même encore pendant la période de 9 à 26 heures, offrant une analogie plus grande avec l'appareil vertical utilisant N:2. L'agitation, diminuant nécessairement la concentration du sel dans le disque, a pour effet de retarder les lésions qui, dans celui-ci, mettent fin à l'osmose.

Les comparaisons numériques suivantes peuvent être faites.

Le débit maximum d'eau à travers le disque était, pour l'appareil vertical, avec KCl N opposé à l'eau, 71,3 mm³ par cm² et par heure. Il est avec l'appareil horizontal 104,3 mm³ par cm² et par heure.

La persistance de l'osmose conduit à un volume total plus élevé par centimètre carré pendant toute la durée du phéno-

mène : $0,28 \text{ cm}^3$ d'eau avec l'appareil vertical ; $0,76 \text{ cm}^3$ avec l'appareil horizontal.

C. — *Influence de la concentration.*

Elle paraîtra avec netteté dans le tableau suivant qui donne les valeurs moyennes obtenues pour les diverses expériences réalisées, avec des tranches de 3 mm. d'épaisseur, eau opposée à une solution de KCl de titre 3N/10, N/2, N ou 2N. Les nombres expriment le volume d'eau trouvé en excès en B et b.

TABEAU V.

Durée de l'expérience	3N/10	N/2	N	2N
6 h.	0,5	1,75	2,7	1,3
24 h.	1,3	2,5	3,8	1,3
48 h.	1,6	3,35	3,8	—

a) On voit que, pendant les premières heures, pour les trois concentrations les plus basses, il y a une certaine proportionnalité entre concentration et mouvement d'eau. Toutefois une analyse plus détaillée, utilisant par exemple le temps : 2 heures, et la comparaison des volumes d'eau disparus en A et apparus en B, montre que les faits sont plus compliqués. Par exemple avec N/2, il a, tenu compte du mouillage, disparu $0,9 \text{ cm}^3$ sur la surface A, alors qu'il n'est ressorti que $0,2 \text{ cm}^3$ sur la face B. Il y a donc des modifications d'imbibition du tissu qui interviennent sur l'aspect du phénomène : mouvement d'eau — et ne peuvent lui laisser l'apparence d'une loi simple.

Le fait marquant, c'est, pour 6 heures, le mouvement d'eau moindre avec 2N qu'avec N et N:2.

b) Aux indications données par l'étude de la concentration N sur la prolongation de l'osmose dans le temps, le tableau ajoute le fait que l'osmose se prolonge d'autant plus que la concentration opposée à l'eau est plus faible : Avec 2N, 6 heures ont épuisé le phénomène ; il se prolonge entre 6 heures et 24 heures avec N ; il est sensible encore au delà de 24 heures pour N:2 et pour 0,3 N.

c) Le volume d'eau maximum déplacé par osmose au tra-

vers du disque dépend d'abord relativement peu de la concentration, puisque par exemple, alors qu'on augmente la concentration de 100 p. 100 en passant de $N/2$ à N , la quantité d'eau osmosée n'est augmentée au maximum que de 13 p. 100. Avec $2N$, le total de l'eau débitée est à peu près le tiers de ce qu'il est avec $N/2$. Dans les expériences avec KCl , le maximum débité par centimètre carré de surface (pour 3 mm. d'épaisseur) est obtenu avec N ($0,76 \text{ cm}^3$) qui se montre la concentration la plus active.

2° ETUDE DU MOUVEMENT DES SUBSTANCES DISSOUTES.

J'ai appliqué ici les mêmes méthodes que pour l'appareil vertical.

A. — Comparaison entre plusieurs appareils à temps échelonné.

Voici par exemple les résultats concernant une série de cinq expériences faites avec KCl N opposé à l'eau, au travers de disques de 3 mm.

TABLEAU VI.

Appareil n°	Temps	En A		En B
		Concentration en $\text{cm}^3 N : 10$	Quantité passée	Concentration en $\text{cm}^3 N : 10$
5	2 h.	0,13	1,00	8,6
6	6 h.	0,72	3,65	6,0
7	9 h.	1,15	5,30	5,65
8	26 h.	3,00	12,30	4,30
9	48 h.	3,80	16,00	4,10

On voit que les quantités diffusées sont d'abord presque proportionnelles au temps.

Les quotients $Q : t$ sont pour les cinq expériences différentes :

$$0,50 \text{ — } 0,61 \text{ — } 0,59 \text{ — } 0,48 \text{ — } 0,33$$

Là encore s'indique, pour la quantité totale diffusée, une courbe en S.

Les variations de la concentration en A, qui vont dans le même sens, sont loin d'avoir le même intérêt que les variations de quantité, puisque le volume en A décroît constamment.

Les quantités absolues passées au travers du disque par unité de surface et de temps pour les périodes successives, peuvent être déterminées en considérant qu'à 2 heures les cinq appareils fournissaient des résultats absolument identiques à ceux de l'appareil n° 5 et ainsi de suite à chaque temps.

On trouve, dans ces conditions, les valeurs suivantes pour les quantités de KCl passées par heure et centimètre carré de surface de disque.

TABLEAU VII.

Temps	Sel passé (en cm ³ de solution N : 10)	Débit moyen (mg. par heure et cm ²)
de 0 à 2 heures	1,0	0,74
de 2 à 6 —	2,65	0,98
de 6 à 9 —	1,65	0,82
de 9 à 24 —	7	0,61
de 24 à 48 —	3,7	0,225

On voit, comparant les quantités passées, un maximum de débit par heure et cm² pour la seconde période.

Mais en réalité la différence des concentrations entre A et B s'atténue progressivement. Aussi est-il explicable qu'on assiste bientôt à une diminution des quantités de sel qui franchissent le disque dans une heure, alors même que le disque, lésé par le sel, est devenu plus perméable.

Comparaison avec les résultats de l'appareil vertical. — L'agitation a pour effet de hâter la diffusion à travers la paroi. La concentration en A est toujours plus élevée, après un même temps, dans l'appareil horizontal. La diminution plus grande du volume liquide en A ajoute à ce phénomène. La concentration en B diminue beaucoup plus rapidement dans l'appareil horizontal par suite du mouvement d'eau plus important et de la diffusion saline plus forte. Aussi les quantités de sel passées, 3,5 fois plus fortes après 6 heures pour l'appareil agité, sont-elles du même ordre de grandeur (12,30 contre 10,65) après 26 et 24 heures.

Le débit moyen par heure et cm² est d'emblée beaucoup plus fort dans l'appareil agité. Le maximum atteint n'est pas très différent puisqu'il est 0,90 mg. avec l'appareil vertical, 0,98 mg. avec l'appareil horizontal.

B. — *Influence de la concentration.*

Je pense utile de résumer ici en un seul tableau les résultats obtenus pour KCl avec les quatre concentrations que j'ai principalement employées, opposées à de l'eau, au travers de disques de 3 mm. d'épaisseur.

Les débits moyens de sel sont exprimés ci-dessus en mg. passés par heure et par cm² de disque de pomme de terre. Le temps indiqué comme 24 heures a été en réalité dans certaines expériences 26 heures.

TABLEAU VIII.

Temps	Débits moyens mg. par heure et cm ²			
	3N : 10	N : 2	N	2N
de 0 à 2 heures	0,037	0,19	0,74	7,4
de 2 à 6 —	0,055	0,205	0,98	7,3
de 6 à 9 —	0,059	0,150	0,82	8,9
de 9 à 24 —	0,052	0,116	0,61	2,1
de 24 à 48 —	0,046	0,037	0,225	—

1. On voit que le débit de sel au travers du disque s'accroît beaucoup plus rapidement que la concentration.

En considérant les résultats des deux premières heures, on voit que la quantité diffusée est non pas proportionnelle à la concentration, mais plutôt au carré de la concentration. En formant les quotients

$$\frac{\text{débit moyen par heure et cm}^2}{\text{carré de la concentration moléculaire}}$$

on obtient pour les quatre solutions utilisées

0,4 — 0,8 0,7 1,8

Les différences s'atténuent encore si l'on prend dans chaque série non plus la valeur correspondant aux deux premières heures, mais le débit maximum. Les quotients par le carré de la concentration deviennent alors :

0,66 — 0,82 — 0,98 — 2,2

La concordance est assez bonne pour les trois premières valeurs.

Il est probable que la lésion, très tôt installée dans le tissu après l'action de la solution 2N qui en détermine le noircissement superficiel, accentue, dans le cas 2N, le décalage qui se marque à peine pour 3N:10, N:2 et N.

2. Le moment où se trouve réalisé le passage maximum à travers le disque est différent avec la concentration.

Pour N:2, comme nous l'avons vu pour N, c'est dans la période entre 2 et 6 heures que le maximum se trouve atteint. Pour 2N, c'est sans doute un résultat fortuit qui place ce maximum entre 6 et 9 heures. Selon toute vraisemblance c'est au contraire dès les deux premières heures que le résultat doit être obtenu et il serait logique de trouver de 6 à 9 heures une valeur de l'ordre de 6,5.

Pour N/10 par contre, la montée progressive du débit est tout à fait vraisemblable et c'est seulement entre 6 et 9 heures que le maximum du débit est atteint.

Ce maximum dépend d'ailleurs des concentrations expérimentales. La concentration saline s'élève en A, s'abaisse en B, autant du fait des variations du volume liquide que de la diffusion du sel. La différence de concentration s'atténue. La diffusion saline est ralentie.

TABLEAU IX.

	Concentration au maximum de débit (en cm ³ de solution N : 10)			
	3N : 10	N : 2	N	2N
Concentration en A.....	0,05	0,14	0,72	5,3
Concentration en B.....	2,65	3,60	6,0	11,8
Différence de concentration	2,60	3,46	5,28	6,5
Différence initiale.....	3	5	10	20

Il est certain que si on maintenait en A et en B des conditions constantes, le débit du sel irait en augmentant jusqu'à un maximum bien plus élevé que celui auquel s'arrêtent les expériences précédentes.

3° COMPARAISON DES DURÉES DU MOUVEMENT DE L'EAU ET DU MOUVEMENT DU SEL DISSOUS.

Comme dans le cas de l'appareil vertical, on constate qu'au moment où le mouvement d'eau prend fin, le mouvement de sel est encore en pleine activité et qu'une différence de concentration notable persiste entre les deux liquides séparés par le disque de Pomme de terre.

C'est avec la solution 2N que le mouvement d'eau est le plus vite arrêté, en pratique après 6 heures. A ce moment, dans l'expérience la plus défavorable, le titre en A est 0,4 N, en B 1,38 N, soit une différence de concentration très proche de N. On a vu combien, avec un disque neuf, le mouvement d'eau est important entre l'eau et une solution N.

Pour N, c'est entre 9 heures et 24 heures que le mouvement d'eau s'arrête. La concentration en A est donc comprise alors entre 0,11 et 0,30 N. La concentration en B entre 0,56 et 0,43 N. D'où une différence comprise sans doute entre 0,3 et 0,2 N.

Pour N:2 de même, le mouvement d'eau est terminé entre 9 et 24 heures. Les titres des solutions sont respectivement à 9 heures : pour A, 0,023 N, pour B, 0,32 N — différence 0,3 N — et à 24 heures : pour A, 0,063 N — pour B, 0,265 N — différence 0,2 N.

Pour 3N:10, le mouvement d'eau se prolonge entre 24 et 48 heures. 24 heures après le début de l'expérience, les concentrations sont en A, 0,014 N, en B, 0,235 N ; différence 0,221 N. Après 48 heures, ce sont en A, 0,03 N ; en B, 0,215 N ; différence 0,185 N.

Ainsi le fait le plus frappant, c'est l'indépendance entre le mouvement d'eau et la différence des concentrations en A et B. Le mouvement d'eau s'arrête, avec 2N, quand persiste encore une grande différence. Il se prolonge, avec les concentrations moindres, d'autant plus longtemps que la concentration primitive est plus faible, c'est-à-dire que la lésion causée par le sel est moins intense.

Peut-on conclure du fait que avec N, N:2, 3N:10, la limite des différences de concentration est du même ordre de grandeur, que c'est là la cause de l'arrêt du mouvement d'eau ? Je ne le pense pas. Il est nécessaire de modifier les dispositifs expérimentaux que j'ai utilisés pour mettre cette question en expérience.

Discussion.

Les résultats qui ont été atteints par l'emploi de l'appareil horizontal confirment donc ceux qu'avait fournis l'appareil vertical.

Le mouvement d'eau qui est le fait caractéristique du phénomène osmotique, dépend d'abord des concentrations placées de part et d'autre de la paroi. La régularité des résultats obtenus avec une concentration donnée de KCl par exemple, la différence entre les résultats pour deux concentrations différentes en sont la preuve.

Mais une telle expression suggérerait que le phénomène osmotique est une propriété moléculaire. Les résultats obtenus avec KCl aux diverses concentrations rendent cette proposition peu vraisemblable. 2N moins actif que N, plus actif lui-même que N:2, ne semble pas favorable à l'idée que l'osmose serait l'expression directe d'une propriété moléculaire.

Un argument beaucoup plus net est fourni par la comparaison de diverses substances. La donnée classique, établie par les travaux de DE VRIES, est l'identité d'action des diverses substances à concentration moléculaire égale. Une solution N de nitrate de potasse ou de saccharose réduisent de la même quantité, dans la plasmolyse, le volume vacuolaire d'une cellule, c'est-à-dire qu'elles soutirent à la vacuole, à travers le protoplasme, la même quantité d'eau. Transposant ces expériences au dispositif que j'ai utilisé, on penserait de même voir une solution d'une concentration moléculaire donnée produire le même mouvement d'eau, quelle que soit la substance employée.

En réalité, voici les résultats, exprimant en cm^3 le volume d'eau appelé à travers le disque de Pomme de terre, à partir de 8 cm^3 d'eau, par 8 cm^3 de la solution utilisée.

TABLEAU X.

	KCl		CaCl ²		Urée		Glucose	
	6 h.	24 h.	6 h.	24 h.	6 h.	24 h.	6 h.	24 h.
2N ...	1,3	1,3	2,7	5,05	3,4	4,75	2,5	4,4
N ...	2,7	3,8	1,7	3,6	1,5	2,3	1,4	1,7
N : 2.	1,75	2,5	1,0	1,8	0,7	1,3	0,7	1,0

Ces nombres montrent par exemple que pour les solutions 2N, comparées à la solution de KCl, on constate une action osmosante quatre fois plus forte pour CaCl_2 , 3,7 fois pour l'urée, 3,4 fois pour le glucose. L'action de N:2 varie de plus du simple au double suivant la nature chimique de la molécule.

On fera remarquer que la loi de DE VRIES s'applique à une paroi semi-perméable et qu'ici les substances utilisées diffusent à travers la tranche de pomme de terre. On tentera en vain de trouver pour expliquer les écarts observés, une relation entre les écarts et la concentration de la substance diffusée. Dans les expériences citées plus haut, cette concentration, exprimée en cm^3 de solution N:10 équivalant à 1 cm^3 du liquide recueilli, est donnée dans le tableau suivant :

TABLEAU XI.

	KCl		CaCl_2		Urée		Glucose	
	6 h.	24 h.	6 h.	24 h.	6 h.	24 h.	6 h.	24 h.
2N ...	3,65	7,45	0,27	3,65	0,22	1,17	0,15	0,60
N ...	0,46	2,40	0,05	0,42	> 0	0,18	> 0	0,05
N : 2.	0,08	0,30	> 0	0,06	?	0,02	?	?

Avec une même concentration 2N, le nombre des molécules diffusées est beaucoup plus fort pour CaCl_2 que pour l'urée et le glucose ; le mouvement d'eau est pourtant du même ordre de grandeur, plus fort chez CaCl_2 . Mais le nombre des molécules diffusées augmente encore chez KCl par rapport à CaCl_2 ; or le mouvement d'eau y est beaucoup moindre.

De tous les faits analogues qu'on peut évoquer, se dégage l'idée que parmi les propriétés physicochimiques qui sont déterminantes de la grandeur de l'osmose, les propriétés moléculaires ne jouent que le second rôle. Nous allons voir maintenant que leur caractère fondamental expliquant leur action, est celui qu'elles exercent sur l'imbibition du tissu végétal.

CHAPITRE IV.

IMBIBITION DU TISSU MÉDULLAIRE.

Cette étude comporte deux parties :

1° une partie de pure orientation est consacrée à l'étude des variations de l'imbibition que peuvent présenter, en milieu homogène, des tissus analogues à ceux qui ont été utilisés pour les expériences d'osmose.

2° une partie d'interprétation porte sur les tissus eux-mêmes qui proviennent des expériences d'osmose.

I. — Imbibition des disques médullaires en milieu homogène.

A. — Technique.

1° PESÉES. — Faites à la balance système Curie, au 1/10^e de mg. Elles portent sur des disques de moëlle de pomme de terre, découpés à l'emporte-pièce (25 mm. de diamètre dans des tranches de Pomme de terre de 3 mm. environ d'épaisseur.

Poids frais. — Le poids frais de ces disques peut être défini avec une précision suffisante, moyennant quelques précautions. La première est de se débarrasser de l'amidon présent dans les cellules ouvertes et qui serait perdu peu à peu dans les manipulations successives : on enlève cet amidon, sitôt le disque préparé, par un lavage rapide des surfaces, sous un filet d'eau.

L'amidon entraîné, on essore entre des papiers filtres. On peut avec un peu d'habitude, obtenir que les pesées successives d'un même disque qu'on mouille et essore tour à tour, ne diffèrent pas de plus de 10 mg.

Poids sec. — Par dessiccation à l'étuve à 105° jusqu'à poids constant.

2° IMBIBITION. — La mise en équilibre d'un disque avec une solution donnée est obtenue par immersion du disque dans 20 cm³ de ce liquide. Le poids du disque frais étant de l'ordre de 1 g., les modifications du liquide consécutives aux échanges avec le disque sont pratiquement négligeables.

Pour que le contact avec la solution soit parfait, l'opération a lieu dans un tube Borrel dont le fond est garni de billes de verre : si une section plane se trouvait reposer sur le fond du tube, également plat, les échanges ne se produiraient qu'imparfaitement.

3° PRATIQUE D'UNE DÉTERMINATION. — Les phénomènes d'imbibition sont étudiés en comparant le poids initial d'un disque à celui qu'il prend dans une solution donnée.

a) Le disque, lavé de son amidon, est soigneusement étanché entre deux feuilles de papier filtre, puis pesé (poids initial).

b) Le disque placé en tube Borrel dans la solution, est maintenu 24 heures à + 2°.

c) Le disque, essuyé comme précédemment, est à nouveau pesé.

La variation de poids comporte trois causes :

α. variation de teneur en eau (gain ou perte).

β. perte de poids par sortie de substances solubles.

γ. gain de poids par fixation de la substance dissoute.

Les deux derniers phénomènes sont généralement négligeables.

4° EXPRESSION DES RÉSULTATS.

a) *L'unité adoptée.* — Pour rendre les résultats de telles déterminations comparables entre eux, ils sont rapportés à un poids primitif égal : 10 g. frais de moëlle de Pomme de terre.

b) *Expériences comparatives.* — Cette méthode est tout à fait valable pour des expériences comparatives. Dans les recherches les plus caractéristiques, un même tubercule a fourni à une série de déterminations échelonnées concernant l'action des solutions à comparer. Je me suis toutefois limitée à utiliser la partie médiane du tubercule, la région du bourgeon et celle de l'ombilic présentant des différences de teneur en eau de leurs tissus médullaires. Les variations d'imbibition

sont directement comparables entre elles lorsque les recherches portent uniquement sur la partie médiane du tubercule.

Voici par exemple les teneurs en eau pour 100 parties sèches de ces trois régions, pour deux tubercules différents :

	Bourgeon	Région médiane	Ombilic
Tubercule 1	459	490	425
Tubercule 2	590	622	500

La région moyenne, où la moëlle claire est la plus développée, est toujours, et de beaucoup, la plus riche en eau.

c) *Rapport à la masse sèche.* — La méthode de comparaison la plus large est celle qui fait intervenir le rapport à la masse sèche. Elle permet alors de mettre en parallèle les séries de résultats fournis par des tubercules différents. Elle peut comporter deux formes :

1. Pesé à l'état frais, puis après 24 heures d'imbibition dans un milieu donné, le disque fait retour 24 heures à l'eau, où il abandonne la plus grande part de la substance dissoute qu'il avait absorbée. On le repèse alors, puis le dessèche à poids constant. C'est à ce poids que les variations sont rapportées.

Cette méthode implique les hypothèses que soit dans la solution, soit dans l'eau, le disque ne perd pas de substance sèche ; — qu'au retour à l'eau, il abandonne pratiquement toute la substance fixée par lui.

2. Un disque est utilisé comme témoin pour fournir le poids sec, sans qu'on lui fasse subir aucun traitement.

Cette méthode implique une identité de la teneur en eau des divers disques — ce qui est pratiquement vrai pour la partie moyenne d'une pomme de terre.

La comparaison de ces méthodes peut être faite utilement.

Un disque pesant 2,098 g. subit successivement pendant 24 heures, l'immersion dans une solution de KCl N:2, puis pendant 24 heures l'immersion dans l'eau. On procède alors à la détermination du poids sec : 0,388 g. La teneur en eau est donc 440 d'eau pour 100 secs.

Un disque prélevé au voisinage du précédent dans le tubercule est utilisé de suite pour détermination de la teneur en eau. Pour 1,780 g. frais, le poids sec est de 0,344 g., soit une teneur en eau de 420 pour 100 secs.

On se rendra un compte exact de la précision qu'on peut attendre de ces modes opératoires en constatant que, à 420 d'eau pour 100 secs, le poids sec du premier disque eût été 0,402 g. soit 14 mg. de plus que la valeur observée (erreur de 4 p. 100 environ).

On note souvent une concordance beaucoup plus grande, par exemple les deux modes de calcul donnent 438 et 443 d'eau pour 100 secs.

B. — Résultats.

Nous aurons à examiner tour à tour deux séries de résultats.

1. Etudiant la réaction d'un même tissu à des concentrations variables, il est possible d'établir une loi d'action des concentrations. Les données théoriques relatives à l'osmose suggèrent une proportionnalité entre les concentrations et les variations de masse du tissu.

2. Je rechercherai ensuite jusqu'à quel point l'action exercée est réversible, ce qui transpose dans le plan pondéral des essais fréquemment faits en étudiant l'osmose grâce aux méthodes plasmométriques.

I. — ACTION DES CONCENTRATIONS SUR L'IMBIBITION.

Variation d'imbibition en présence d'eau.

Le tubercule de Pomme de terre est loin d'être saturé d'eau. Dans l'eau distillée, un disque en absorbe une quantité importante, variable suivant l'état préalable du tubercule. Une pomme de terre nouvelle en absorbe en 24 heures 13 p. 100 ; une pomme de terre adulte, parfaitement turgescente encore, peut en absorber 30 p. 100. Dans ce cas la saturation n'est d'ailleurs pas atteinte en vingt quatre heures. De 30 p. 100, l'eau absorbée peut s'élever entre 24 et 48 heures à 35 p. 100. C'est néanmoins sur un temps de 24 heures qu'ont été faites en général les expériences ; au delà de 24 heures, avec certaines concentrations salines, la variation de poids change de sens.

La teneur en eau initiale est variable aux diverses époques de l'année.

Pomme de terre nouvelle — 525 d'eau pour 100 secs — la teneur en eau s'élève en 24 heures dans l'eau pure à 620 d'eau pour 100 secs.

Pomme de terre conservée jusqu'en juin. — 292 d'eau pour 100 secs — la teneur en eau s'élève à 380 pour 100 secs.

L'état d'équilibre des deux tubercules est donc très différent, comme est au total très différente leur constitution physicochimique.

Le but de mon étude n'était d'ailleurs pas de rechercher ces caractères, mais de comparer les réactions d'un même tissu aux concentrations diverses. Ces réactions s'échelonnent suivant un ordre comparable, quelle que soit la teneur en eau primitive du tubercule. J'ai évité autant que possible les tubercules à teneurs en eau extrêmes.

Variation d'imbibition en présence de solutions salines.

Le tubercule de pomme de terre absorbe de l'eau non seulement dans l'eau pure, mais aussi dans les solutions salines diluées. C'est ainsi que l'absorption se produira avec KCl dans toutes les concentrations inférieures à N:5.

Dans les solutions concentrées au contraire, le disque cède de l'eau, et d'autant plus que la concentration est plus forte.

Voici par exemple la variation de poids rapportée à 10 g. de tissu médullaire pour deux tubercules différents appartenant à deux lots différents mais présentant même imbibition dans l'eau.

eau.	N:100	N: 50	N: 20	N: 10	N: 6	N: 5	N: 4	N: 3	N: 2	N	2N
12,80	13,00	12,30	11,60	11,00		10,40	9,50	8,30	8,35	8,75	8,90
12,85	12,68	12,58	11,56	11,2	10,69		9,10		7,60	7,95	8,45

On peut distinguer en gros deux régions dans cette suite de valeurs.

1. Le poids s'abaisse entre l'eau pure et N:3. Il semble, en première approximation, que l'abaissement soit proportionnel à la concentration, comme le voudrait exactement la loi osmotique.

2. A partir de N:3, le poids s'élève quand la concentration croît : tout comme si la seule variation était le poids du sel fixé par le disque.

En examinant avec détail les résultats, on enregistre les faits suivants :

1. Pour la concentration N:100, la réaction du tissu est assez indécise. Souvent, comme dans le deuxième exemple, le poids du disque est intermédiaire entre ceux pris dans l'eau pure et dans le KCl N:50. Souvent aussi la valeur obtenue est supérieure à celle de l'eau pure, couramment de 2 à 3 décigrammes pour 10 g. Est-ce là un cas fortuit ? Il ne semble pas : l'écartement est le même sur le graphique entre 0 et N:100 d'une part, N:100 et N:50 d'autre part. Tandis que les valeurs trouvées pour N:100 ont été à peu près aussi souvent supérieures à celles fournies avec l'eau pure qu'elles leur ont été inférieures, toujours les valeurs N:50 ont été inférieures aux valeurs N:100. On pourrait voir là une analogie avec les faits qui fondent la notion d'épictèse.

2. Entre N:100 et N:3 où le poids de sel est négligeable, la courbe représentative n'est pas une droite. L'abaissement du poids est d'abord plus rapide que ne le laisse prévoir la variation de la concentration. Pour N:20, le poids est environ de 0,6 g. inférieur à ce qui serait la valeur théorique. Ensuite la baisse se ralentit. Entre N:6 et N:5, la courbe coupe la droite de proportionnalité. Elle se rapproche ensuite de cette droite.

Au total la courbe d'imbibition en fonction de la concentration a donc un caractère relativement complexe.

On notera que si le poids frais du tissu est augmenté de 28 à 30 centièmes dans l'eau pure ou la solution N:100, c'est pour une concentration comprise ici entre N:5 et N:4 que l'on ne constaterait après vingt quatre heures aucun échange d'eau. Enfin, l'abaissement maximum du poids frais n'atteint guère que vingt centièmes du poids primitif pour une concentration relativement peu élevée, N:2.

Ces variations de poids sont en relation avec les faits physiologiques connus. Dans l'eau pure, la turgescence est maximum. La plasmolyse une fois réalisée complètement, le volume ne diminue plus, la seule variation de poids est due à l'absorption du sel par le tissu plasmolysé.

Variations d'imbibition rapportées au poids sec du tissu.

A côté des résultats précédents, qui traduisent, en fonction du poids initial, la variation d'imbibition de la moëlle de la Pomme de terre, il sera utile de rapporter ces variations à la substance sèche du tissu. Nous avons vu en effet comme, suivant les saisons, pour une même variété de Pomme de terre, varie la teneur en eau. L'exemple étudié ci-dessous se rapporte à un tubercule où la teneur en eau a une valeur moyenne.

La teneur en eau initiale a été déterminée par le calcul d'après la pesée du disque frais, en utilisant le poids sec obtenu en fin d'expérience ; on suppose donc dans cette détermination qu'il n'y a pas, au cours de l'expérience, perte de substance sèche du disque.

La teneur en eau après séjour dans les solutions utilise de même la pesée des disques après essorage au sortir des solutions et le poids sec obtenu en fin d'expérience (après que le disque, ramené dans l'eau dans un temps ultérieur, ait abandonné la surcharge du sel qu'il contenait).

La concordance assez parfaite des résultats touchant la teneur en eau du début de l'expérience, recalculée d'après cette méthode, suffit à établir sa légitimité.

Les disques sont numérotés dans l'ordre dans lequel ils sont obtenus, en allant du bourgeon vers l'ombilic.

TABLEAU XII.

Disque n°.....	1	6	10	2	3	4	5	7	8	9
Teneur en eau initiale	472	484	450	457	468	481	475	448	442	450
Traitement.....	eau	eau	eau	N : 10	2N : 10	3N : 10	4N : 10	5N : 10	7N : 10	N
Teneur en eau après traitement	536	566	525	472	405	364	348	330	332	345

Ces valeurs vérifient les faits établis précédemment :

— abaissement de la teneur en eau, grossièrement proportionnel à la concentration de la solution, tant qu'on demeure au dessous d'une certaine valeur qui, ici, est voisine de N:2.

— puis faible augmentation de poids, consécutive à la fixation du sel avec les solutions les plus concentrées.

*Action d'autres substances sur l'absorption réalisée
par le disque.*

La comparaison de KCl avec d'autres substances fournit des résultats intéressants.

1. CaCl^2 permet d'établir une courbe très comparable à la précédente, différant plus encore de la droite théorique : forte concavité orientée vers le haut, pour les concentrations inférieures à N:6, concavité orientée vers le bas pour les concentrations supérieures.

Deux différences avec KCl :

Pour CaCl^2 , jamais l'imbibition n'est plus forte avec N:100 qu'avec l'eau pure.

La déshydratation dans la solution concentrée peut être poussée plus loin que pour KCl, bien que pour N:3 et au-dessous, le poids soit sensiblement le même dans des solutions de même concentration.

	N : 10	N : 5	N : 3	N : 2	N	2 N
CaCl^2	10,75	10,45	8,20	7,40	7,45	7,60
KCl	11,00	10,40	8,30	8,35	8,75	8,90

2. Au contraire des sels minéraux qui fournissent une courbe complexe, les deux corps organiques qui ont été étudiés, glucose, urée, abaissent la teneur en eau presque proportionnellement à leur concentration.

Au total, en ce qui concerne l'équilibre de l'eau dans les tissus immergés dans des solutions, les phénomènes se passent bien — à peu de choses près — en conformité avec les théories osmotiques classiques.

Variations de dimensions des disques. — Les variations de poids étudiées précédemment s'accompagnent nécessairement de variations de volume. Elles portent aussi bien sur l'épaisseur du disque que sur le diamètre. Les cellules ont des variations de dimension qui sont à peu près isodiamétriques. C'est ainsi par exemple que, par séjour dans l'eau pendant 24 heures, l'épaisseur du disque est multipliée par 1,5, tandis que les dimensions transversales sont multipliées par 1,13 et 1,11 (un cube dont le volume primitif serait l'unité deviendrait 1,45).

Par séjour dans KCl N pendant 24 heures, les trois dimensions deviennent voisines de 0,93. Le volume total est réduit

de 1 à 0,81 environ. Ces valeurs sont sinon en accord avec les variations de poids (1 devient respectivement 1,20 et 0,87), mais du moins se déplacent dans le même sens. La différence indique qu'on ne peut considérer le tissu comme une masse pleine.

L'intérêt principal de ces résultats, c'est de nous expliquer les déformations que nous avons rencontrées sur les disques montés pour étude du mouvement d'eau et mis en présence d'eau pure principalement. L'augmentation de diamètre impose cette déformation. De même, lorsqu'une face est au contact de l'eau, s'étendant par conséquent, tandis que l'autre, baignée par une solution déshydratante, se raccourcit, une concavité orientée vers la solution se produit nécessairement.

2. VARIATION D'IMBIBITION AU RETOUR A L'EAU.

La technique appliquée à cette recherche est la même que précédemment. Toutefois, après imbibition durant 24 heures et pesée consécutive, le disque est réutilisé pour une nouvelle période de 24 heures, en présence d'eau distillée cette fois. Le poids est alors déterminé par la méthode habituelle. Le produit libéré par le disque durant ce séjour est l'objet d'un dosage.

Cas du disque préalablement imbibé d'eau. — Un tel disque reporté pour 24 heures nouvelles dans l'eau, augmente encore de poids. Par exemple 10 g. de tissu médullaire (pomme de terre très riche en eau : 525 d'eau pour 100 secs) atteignent après 24 heures 11,51 g., après 48 heures 12,04 g. Dans une autre expérience portant sur un tubercule relativement déshydraté (292 d'eau pour 100 secs), on obtient après 24 heures 12,15 g., après 48 heures, 12,90 g. La saturation d'eau n'est donc pas réalisée après 48 heures. Pourtant l'impossibilité de prolonger trop l'expérience sans léser le tissu et altérer le phénomène a fait choisir, aussi bien pour le temps d'imbibition que pour celui du retour à l'eau, des périodes de 24 heures.

Action des concentrations variables. — Je reprendrai comme exemple les deux séries d'expériences dont les résultats concernant l'imbibition rapportés à 10 g. de tissu frais, ont été donnés page 50.

La première ligne (1) donne les valeurs d'imbibition dans l'eau ou les solutions, la deuxième ligne (2) les valeurs après 24 heures dans l'eau.

Eau	N:100	N:50	N:20	N:10	N:6	N:5	N:4	N:3	N:2	N	2N
(1) 12,8	13,0	12,3	11,6	11,0		10,4	9,5	8,3	8,3	8,7	8,9
(2) 13,5	14,0	13,3	13,2	13,2		12,2	11,3	9,1	9,4	7,9	7,8
(1) 12,8	12,7	12,6	11,6	11,2	10,7		9,1		7,6	7,9	8,5
(2) 13,3	13,4	13,3	12,8	12,8	12,4		11,1		9,5	8,0	7,8

On voit que les faibles concentrations de KCl sont presque sans action sur le pouvoir d'imbibition du disque. N:10 et les concentrations inférieures changent à peine, par rapport à l'eau, l'état auquel on atteint en 24 heures : déficit pour N:10 — 0,3 à 0,5 g. pour un total de 13,5 g.

Au-dessous de la concentration N:10, les choses se modifient rapidement. Par exemple, passant de N:10 à 2N:10 la variation de poids est de 1,0 g. et passant de 2N:10 à 3N:10 (en interpolant sur la courbe) 1,8 g.

Après cette zone de variations rapides, une stabilisation relative s'est produite : de 3N:10 à 4N:10, la variation n'est plus que de 0,2 g. ; elle demeure en pratique de cet ordre pour un écart de N:10 jusqu'à ce qu'on atteigne la concentration N.

Ces résultats numériques s'expliquent ainsi :

Les faibles concentrations permettent encore partiellement l'imbibition du disque, mais le sel qui pénètre ne modifie pas l'état physique des constituants du disque, ne crée que des lésions insignifiantes. Le pouvoir d'imbibition demeure presque intact. Au retour à l'eau, le sel sort et l'imbibition se rétablit presque normalement.

Les concentrations moyennes, où l'eau est déjà liée par des forces physiques importantes au corps dissous, n'imbibent que très peu le tissu ou même lui soutirent une partie de son eau. Le sel pénètre en quantité suffisante pour modifier l'affinité pour l'eau des constituants du tissu. Au retour à l'eau, une partie du sel sort ; corrélativement, le tissu s'imbibe un peu, mais beaucoup moins que le témoin.

Les concentrations fortes produisent vraiment la déshydratation : celle-ci, poussée au point où elle devient une lésion profonde, est irréversible.

Le retour à l'eau n'augmente pas le poids du disque ; il n'y a pas d'eau absorbée. Le développement de la lésion fait que,

même dans l'eau pure, le disque perd du poids. Par exemple, pesant 8,75 g. après 24 heures, dans KCl N, le tissu ne pèsera plus que 7,90 g. après 24 heures dans l'eau.

Dans la variation de poids ainsi réalisée, le sel sorti du tissu compte pour une part. Voici par exemple en mg. de KCl les quantités dosées, pour la première des deux expériences étudiées, dans l'eau où a séjourné le disque (valeur rapportée à 10 g. du tissu mis en expérience) :

N : 10	N : 5	N : 4	N : 3	N : 2	N	2 N
3	7	28	76	104	275	730

Il est d'ailleurs aisé de montrer, en renouvelant l'eau où du sel cesse bientôt de diffuser, qu'une modification définitive a bien été produite ; en effet, la sortie du sel n'est pas suivie d'une nouvelle imbibition : la lésion créée par le sel est irréversible.

Variations d'imbibition rapportées au poids sec du tissu. — Comme précédemment, je donnerai ici un exemple des résultats obtenus en rapportant la variation d'imbibition au poids sec du tissu.

En pratique, après avoir ramené 24 heures dans l'eau des disques imbibés dont il a été question page 52, les disques étaient à nouveau essorés, puis pesés avant la détermination du poids sec.

Des trois valeurs de la teneur en eau déterminées pour chaque disque, avant l'expérience, après l'imbibition, après retour à l'eau, c'est donc cette dernière valeur qui comporte le moins d'hypothèses.

N° du disque	1	6	10	2	3	4	5	7	8	9
Teneur en eau initiale.....	472	484	450	457	468	481	475	448	442	450
Traitement	Eau	Eau	Eau	N:10	2N:10	3N:10	4N:10	5N:10	7N:10	N
Teneur en eau après traitement...	536	566	525	472	405	364	348	330	332	345
après retour à l'eau.	556	588	554	534	458	429	419	356	300	271

Ces résultats confirment, sous une expression différente, ceux que j'ai exposés précédemment. Ils nous serviront plus directement aux comparaisons à faire au cours de la discussion.

Action des substances diverses. — Après action du CaCl_2 , on retrouve sensiblement les mêmes faits. Toutefois le phénomène est moins nettement divisé en zones tranchées d'action différente. Tandis qu'après $\text{N}/3$, KCl ayant abaissé l'imbibition à 8,3 pour 10 g., ne laisse ensuite reprendre que très peu d'eau (de 8,3 à 9,1), CaCl_2 qui a produit une déshydratation comparable (8,2 g.) n'a que très faiblement modifié l'imbibabilité du tissu dont, en 24 heures dans l'eau, le poids atteint 11,5 g.

Les faits sont analogues, mais encore adoucis avec le glucose et l'urée comme le montrera le tableau suivant où je n'indique qu'un petit nombre de points caractéristiques.

TABLEAU XIII.

Concentrations	Eau	N : 10	N : 3	N : 2	N	2N
CaCl_2 : imbibition....	12,3	10,7	8,2	7,4	7,4	7,6
retour à l'eau.	12,7	12,3	11,5	10,4	6,8	6,9
Glucose : imbibition...	12,3	11,5	10,0	8,7	7,2	7,2
retour à l'eau.	13,0	12,6	12,5	11,8	8,5	7,3
Urée : imbibition....	12,9	11,9	10,7	10,1	8,3	8,7
retour à l'eau..	13,5	12,8	12,6	12,6	9,6	7,8

CONCLUSION. — On constatera l'importance du changement d'affinité pour l'eau dû à l'action des substances dissoutes et à leur pénétration dans le tissu.

Il faut d'ailleurs remarquer que ces résultats sont en opposition absolue avec les théories de LOEB. Celles-ci laissent prévoir que l'addition d'un sel au tissu va augmenter son pouvoir de s'imbiber, comme si les molécules incorporées conservaient l'affinité pour l'eau qu'elles présentent à l'état libre et qui fondent leur force osmotique. Ici, au contraire, il est net qu'en aucun cas, on ne voit l'absorption d'une substance dissoute augmenter le pouvoir d'imbibition du tissu. Quelle que soit la substance fixée, son addition aux constituants qui la fixent, diminue l'imbibition.

II. — Imbibition des disques médullaires au cours de l'osmose.

La dernière partie de la recherche que j'expose porte sur la variation de teneur en eau réalisée dans les disques utilisés pour l'osmose et dans les caractères d'imbibabilité qu'ils présentent.

Elle utilise les techniques précédemment décrites : détermination des teneurs en eau, étude de la variation d'imbibition par retour des disques dans l'eau.

1° Résultats portant sur disques entiers.

A la fin d'une expérience d'osmose, la tranche de pomme de terre est libérée des disques de verre entre lesquels elle était serrée, puis essorée au papier filtre. On découpe à l'emporte-pièce de 25 mm. la partie même au travers de laquelle l'osmose s'est effectuée. On la pèse. Après 24 heures de séjour dans l'eau, pendant lesquelles la substance qui l'imprégnait est mise en liberté, on détermine son poids sec.

Voici par exemple les résultats obtenus après osmose entre l'eau et une solution N:2 de KCl avec dispositif horizontal, pour cinq disques où l'expérience est arrêtée après des temps divers.

2 heures	449 pour 100 secs
6 —	452 —
9 —	445 —
24 —	404 —
48 —	370 —

Un disque témoin, prélevé, en même temps que ceux qui ont été mis en expérience, comportait 438 d'eau pour 100 secs.

Un autre disque pris dans le même tubercule a fourni après 24 heures dans l'eau, une imbibition de 525 d'eau pour 100 secs.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Comparant entre eux ces résultats, on voit que la première action révélée par la variation de teneur en eau est une action d'hydratation. A partir de 9 heures surtout, l'imbibition diminue et tombe en 48 heures au-dessous de la valeur primitive.

Il est intéressant de comparer la valeur obtenue après 24 heures d'osmose avec celle que fournit un séjour de 24 heures dans la solution N:2. Nous avons vu que celle-ci est de l'ordre de 330 pour 100 secs, inférieure par conséquent à celle que nous rencontrons ici : 404.

Mais le phénomène est aussi d'un ordre tout différent. On pourrait imaginer à priori, négligeant le mouvement d'eau qui constitue l'osmose, que chaque face se mette en équilibre avec la solution qui la baigne. En première approximation, on devrait trouver dans le disque une teneur en eau moyenne entre les deux valeurs énoncées :

Dans l'eau	525	} moyenne 422.
Dans KCl N:2	330	

La valeur obtenue dans notre expérience est donc du même ordre de grandeur, mais un peu plus basse.

Toutefois, ce n'est point cette valeur 422 qu'il est logique de considérer, mais celle qu'imposerait la mise en équilibre non pas avec les solutions primitives (face A : eau — face B : N:2) mais avec les solutions présentes après 24 heures de chaque côté de la paroi.

Face A : solution 0,63 N:10 — teneur en eau	495	} moyenne 435
Face B : solution 2,65 N:10 — teneur en eau	375	

(Les teneurs en eau utilisées sont déterminées par interpolation dans la série précédemment donnée).

L'écart se trouve ainsi plus fort encore, de 404 à 435.

Mais de telles valeurs exprimeraient une sorte d'équilibre statique : deux surfaces, en équilibre de teneur en eau avec le milieu liquide voisin ; entre elles, un gradient régulier de concentration. Or, le phénomène d'osmose s'oppose précisément à cet équilibre. En effet le disque est mis en contact par une face avec de l'eau. Sur cette face commence à s'amorcer un mouvement d'eau, mouvement de pénétration, à la suite duquel, pour cette face, après 24 heures, la teneur en eau serait élevée à 525 pour 100 secs. Mais la seconde face, en contact avec une solution N:2, se déshydrate : un mouvement de sortie de l'eau s'effectue, qui mènerait en 24 heures la teneur en eau vers 330 pour 100 secs. Ces deux mouvements sont de même sens, se continuent. On imaginera entre les deux faces un gradient régulier des teneurs en eau. L'eau absorbée par la

face qui s'imbibe sera bientôt transférée par échelons où l'imbibition décroît progressivement, à celle qui s'appauvrit sans cesse au profit de la solution saline.

Le résultat que nous constatons à un temps donné dépend de la vitesse relative des deux phénomènes. Au début, pour un disque qui est éloigné de la saturation, c'est le mouvement d'imbibition par la face A qui l'emporte, la teneur en eau globale augmente. Mais bientôt le sel pénètre le disque en quantités suffisantes pour accroître sa concentration en chaque point, donc en faire baisser l'imbibition. On voit expérimentalement que la teneur en eau du disque commence à diminuer dès que l'eau se charge en A du sel qui a diffusé. Les titres en A sont pour les temps successifs :

0,003 N — 0,014 N — 0,023 N — 0,063 N — 0,071 N

C'est lorsqu'il y a 0,014 N en A que la baisse de l'imbibition du tissu commence à se faire sentir.

RÉSULTATS OBTENUS AUX DIVERSES CONCENTRATIONS.

À cette première série de valeurs, il est intéressant de comparer celles que fournissent d'autres concentrations opposées à l'eau comme l'était N:2 dans l'expérience précédente dont les résultats sont rappelés ici :

	3N:10	N:2	N	2N
2 heures	427	449	410	370
6 —	461	452	400	326
9 —	445	445	395	340
24 —	460	404	370	290
48 —	422	370	316	290

Pour 3N:10, un tubercule pauvre en eau, qui s'imbibe largement et ne commence sans doute à baisser sa teneur en eau qu'après 24 heures (titre en A après 24 heures : 0,014).

Pour N (même tubercule qui a fourni l'expérience N 2), de suite une perte d'eau assez importante, puis un abaissement relativement lent (titre en A après 2 heures : 0,013 N).

Pour 2N, une chute très rapide des teneurs en eau, conduisant à une valeur qui semble une sorte de limite.

Ainsi quand le mouvement d'eau s'arrête dans les diverses expériences, le disque de pomme de terre est bien amené à une teneur inférieure à la teneur normale, d'une quantité assez faible d'ailleurs.

Avec 3N:10, entre 24 et 48 heures, c'est-à-dire pour une teneur en eau presque normale, entre 460 et 422.

Avec N:2, entre 9 et 24 heures, teneur en eau comprise entre 445 et 404.

Avec N, entre 9 et 24 heures, teneur en eau comprise entre 395 et 370.

Avec 2N, après 6 heures, teneur en eau 326.

2° Résultats portant sur des parties de disques.

L'étude précédente attire l'attention sur la dissymétrie qui doit exister dans un disque soumis à l'osmose. Cette dissymétrie peut être montrée expérimentalement.

Dans ce but, le disque découpé à l'emporte-pièce est fendu suivant un plan parallèle à sa surface, non point en son milieu, mais de préférence environ au tiers de l'épaisseur, plus proche de la surface en contact avec la solution saline. Chaque partie, pesée isolément, est l'objet, après sortie du sel dissous, d'une détermination de teneur en eau.

Etude d'un exemple. — Voici par exemple les résultats concernant celle des expériences utilisant la concentration N:2 qui a été citée précédemment :

	Face A	Face B
2 heures	451	446
6 —	446	468
9 —	455	436
24 —	414	385
48 —	425	262

Ce tableau montre plusieurs faits :

Pendant les premiers temps de l'expérience, la teneur en eau est du même ordre de grandeur sur les deux faces : les valeurs rencontrées pour 6 heures indiquant une imbibition plus forte en B qu'en A — ce qui n'est pas vraisemblable — fournissent à peu près la limite de grandeur des erreurs d'expérience.

Dès 9 heures se révèle un abaissement de la teneur en B par rapport à celle en A.

La différence s'accroît après 24 heures et surtout 48 heures.

Il y a donc bien ici une déshydratation des deux faces, marquée surtout pour la face B en contact avec la solution.

RÉSULTATS OBTENUS AUX DIVERSES CONCENTRATIONS.

Le tableau suivant fournit les valeurs rencontrées dans la série des expériences faites avec 3N:10, N:2, N et 2N.

TABLEAU XIV.

Teneurs en eau des fragments de disques prélevés après l'osmose.

Concentration de la solution	3N : 10	N : 2	N	2N
Tems				
1° En A				
2 heures...	432	451	450	395
6 — ...	456	446	439	339
9 — ...	440	455	435	361
24 — ...	465	414	395	330
48 — ...	441	425	359	308
2° En B				
2 heures...	411	446	360	305
6 — ...	471	468	347	284
9 — ...	460	436	340	292
24 — ...	452	385	320	224
48 — ...	390	262	294	216

Ces exemples confirment les conclusions énoncées à propos de N:2. Elles ajoutent que les conditions d'imbibition sont assez comparables pour le début de l'expérience avec les trois concentrations inférieures, d'autant moins longtemps d'ailleurs que la concentration est plus forte.

Ensuite, d'une manière presque générale, les valeurs de teneur en eau s'échelonnent, d'autant plus faibles que la concentration est plus forte.

On remarquera dès maintenant l'espèce de paradoxe que pourrait constituer ce résultat.

D'une part, au moment où le mouvement d'eau est plus rapide, la différence de teneur en eau entre les deux faces est très faible, ou nulle. Ce qui est en contradiction avec la notion habituelle des phénomènes osmotiques au travers d'une file cellulaire.

D'autre part, au moment où une différence importante existe entre les teneurs en eau des deux faces, le mouvement d'eau ne se produit plus ou au moins s'atténue progressivement.

On peut, en un sens, dire que le flux osmotique égalise les teneurs en eau des deux faces et que c'est sa cessation qui entraîne la différence de teneur en eau qui les oppose l'une à l'autre.

3° Variations d'imbibition par retour à l'eau.

Seuls, les résultats qui opposent les deux parties d'un même disque présentent un intérêt réel.

Etude d'un exemple. — Voici par exemple la variation des teneurs en eau due au séjour de 24 heures dans l'eau distillée, dans le cas d'osmose entre l'eau et N:2.

TABLEAU XV.

Durée de l'expérience	2 h.	6 h.	9 h.	24 h.	48 h.
Face A					
Après osmose.....	451	446	455	414	425
Après retour à l'eau.....	529	511	550	475	450
Face B					
Après osmose.....	446	468	436	385	262
Après retour à l'eau.....	490	389	382	300	220

Sur la face A, jusqu'à 9 heures, le tissu est encore normalement imbibable ; il s'agit en effet d'un tubercule dont la teneur en eau primitive était 438 pour 100 secs. Les valeurs 529, 511, 550 fournissent, aux erreurs d'expérience près (la variabilité à l'intérieur d'un même tubercule est la cause principale d'imprécision) des résultats montrant que l'imbibabilité n'a pas changé.

Les valeurs 475 et 450, atteintes avec les disques de 24 et 48 heures, montrent qu'il y a déjà une diminution réelle du pouvoir de s'imbiber. La face A du disque de 48 heures fournit encore une augmentation de la teneur en eau, très faible toutefois.

Pour la face B, entre 2 heures et 9 heures, la teneur en eau restait presque normale, malgré le contact avec la solution sa-

line. Mais une modification profonde se produisait bientôt. Tandis qu'après 2 heures le tissu prenait encore du poids dans l'eau, après 6 heures et 9 heures — loin de se maintenir à son poids — il en perdait d'une façon notable. Après 24 et 48 heures, sa teneur en eau déjà fortement abaissée durant l'expérience d'osmose, continuait sa marche descendante. Ainsi, non seulement l'affinité actuelle pour l'eau, présentée par cette face du disque est nulle, mais encore le resserrement sur lui-même du tissu lésé par l'action du sel, en expulse l'eau qu'il contenait.

RÉSULTATS OBTENUS AUX DIVERSES CONCENTRATIONS.

Ils figurent dans le tableau suivant groupant les teneurs en eau, obtenues après séjour de 24 heures dans l'eau des faces A et B du disque.

Ces résultats sont à comparer à ceux du tableau XIV.

TABLEAU XVI.

Teneurs en eau des fragments de disques utilisés pour l'osmose après retour à l'eau.

Concentration de la solution	3N : 10	N : 2	N	2N
Temps	1° En A			
2 heures...	591	529	450	321
6 — ...	605	511	380	301
9 — ...	586	550	354	276
24 — ...	566	475	359	300
48 — ...	516	450	280	230
	2° En B			
2 heures...	525	490	350	195
6 — ...	494	389	320	234
9 — ...	484	382	316	166
24 — ...	395	300	298	208
48 — ...	430	220	196	184

Ces tableaux confirment ce que montrait déjà l'expérience N:2. L'abaissement des teneurs en eau, après action du sel, est parfois considérable, par exemple sur la face B en contact avec 2N.

Cet abaissement est toujours beaucoup plus considérable pour la face B que pour la face A ; entre ces faces, dans les limites de durée de l'expérience, persiste une importante différence du pouvoir de s'imbiber ou désimbiber dans l'eau.

Tandis que, étudiant la teneur en eau, au sortir du phénomène osmotique, il apparaissait que l'osmose était active tant que les deux faces A et B étaient à peu près à la même imbibition, on voit ici que lorsque l'osmose prend fin, le pouvoir de s'imbiber présenté par la face B est tombé au-dessous d'une certaine valeur qui est à peu près de l'ordre de 300 d'eau pour 100 secs.

CHAPITRE V.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS : L'OSMOSE ET L'IMBIBITION.

Au terme de cette étude, je dois d'abord confronter les idées auxquelles elle m'amène à celles qui sont classiquement reçues.

I. — Différence de concentration et pression osmotique.

On pense que le phénomène osmotique se fonde sur la différence de concentration des *milieux* entre lesquels l'osmose se réalise. A cette proposition, je suis prête à souscrire, si l'on entend par là qu'une condition indispensable de l'osmose est l'existence d'une différence de concentration.

Il faut d'ailleurs prendre garde à ce qu'impliquerait un tel énoncé, pris dans toute sa rigueur. Je laisserai de côté les cas trop complexes où l'on placerait de part et d'autre de la paroi osmosante des solutions de corps différents, faisant décompte du nombre de molécules par unité de volume et évaluant ainsi la différence de concentration ; pour me limiter au cas simple, j'envisagerai seulement l'opposition, en vue de l'osmose, de deux milieux constitués par des solutions de la même substance, à concentration différente.

Si la différence de concentration était le facteur *essentiel* de l'osmose, deux systèmes osmosants dans lesquels règnerait la même différence de concentration devraient se comporter de même au point de vue du mouvement d'eau.

Il est aisé de constater qu'il n'en est rien. Je choisirai sur ce point les deux exemples les plus frappants.

1° *Solutions différant entre elles de N:2.* — Voici les mouvements d'eau (en cm³) établis par l'appareil horizontal avec les combinaisons suivantes :

Solution		Variation de volume (24 h.)	
en A	en B	en A	en B
eau	N : 2	— 1,7	+ 2
N : 2	N	— 0,2	+ 0,2

Une différence de concentration de N:2 est loin d'avoir le même effet dans les deux cas considérés. L'osmose est très importante dans le cas où l'eau est opposée à une solution N:2. Si le volume retrouvé en B est supérieur à celui qui manque en A, c'est qu'il est augmenté de l'eau extraite du tissu par la plasmolyse. Avec N:2 opposé à N, le mouvement osmotique est assurément presque insignifiant.

2° *Solutions de concentrations échelonnées opposées à une même solution osmosante.* — Voici les résultats obtenus dans une série utilisant en B la solution de KCl 2N :

Solution		Variation du volume (24 h.)	
en A	en B	en A	en B
0.	2N	— 1,25	+ 1,8
N : 10	2N	— 0,35	+ 0,9
N : 5	2N	— 0,25	+ 0,8

Le mouvement d'eau est important quand l'eau pure est opposée à 2N. Il devient très faible avec la solution N:10, plus faible encore avec N:5. Les valeurs 0,8 et 0,9 trouvées alors en B traduisent l'appel d'eau de plasmolyse et non un mouvement osmotique.

On voit donc que les échanges osmotiques réalisés entre les deux combinaisons de concentrations :

0 et 20 — 1 et 20

sont en pratique profondément différents, alors que la différence de concentration, 20 : 20 et 19 : 20, est presque la même dans les deux cas. La différence de concentration n'est qu'un facteur secondaire dans le phénomène d'osmose réalisé ici.

S'il en est ainsi, la pression osmotique des solutions confrontées, qui a une signification indiscutable dans d'autres conditions expérimentales, n'intervient presque pour rien dans le type d'osmose que j'ai étudié.

II. — Obtention d'un état d'équilibre caractérisé par une pression définie.

Théoriquement, le phénomène osmotique doit se poursuivre jusqu'à réalisation d'une pression caractéristique pour une concentration donnée de la solution osmosante. Cet état d'équilibre est démontré par l'osmomètre de PFEFFER qui, soit entre

les mains de PFEFFER, soit entre celles de EARL OF BERKELEY et de MORSE, a fourni, comme le reconnaissent aussi bien FINDLAY que DUCLAUX, une vérification au moins approximative, avec les solutions diluées, de la loi qu'on appelle souvent loi de GAY-LUSSAC-VAN T'HOFF et dont les conséquences ont été développées par NERNST.

Dans mes expériences, l'osmose s'arrête bientôt. On n'a pas pour autant un état d'équilibre comparable à celui de PFEFFER. L'osmose a créé une pression hydrostatique, qui est toujours faible, hors de proportion avec celles qu'équilibrerait le mouvement d'eau produit dans l'osmomètre de PFEFFER.

La comparaison des deux modes expérimentaux suffit à montrer les différences. Dans l'osmomètre de PFEFFER, l'osmose a pour effet de faire transiter une masse d'eau très faible à travers une surface considérable. L'équilibre des pressions est atteint en un temps très court.

Au contraire, avec le dispositif que j'ai employé, les propriétés osmotiques des solutions imposeraient le passage d'une importante quantité d'eau au travers d'une paroi de surface faible.

Dans le premier cas, il est possible que la paroi demeure semblable à elle-même pendant toute la durée, relativement courte, de l'expérience. Dans le second cas, les modifications de la paroi sont réalisées longtemps avant qu'un équilibre osmotique puisse être atteint. L'expérimentation suivant PFEFFER est capable de révéler les propriétés osmotiques des solutions. Elle ne peut renseigner qu'imparfaitement sur les propriétés des parois. Au contraire, la méthode que j'ai utilisée met en évidence les propriétés des parois et des tissus végétaux dans le phénomène osmotique.

*
**

La recherche que j'ai poursuivie est sans nul doute plus proche de celles qui ont marqué le début des travaux sur l'osmose, par souci d'expliquer des faits fournis par des êtres vivants, que des recherches vraiment récentes qui ont fait de l'osmose un chapitre de la thermodynamique. La paroi semi-perméable, rare et semi-perméable dans des cas particuliers seulement, satisfait seule vraiment aux constructions modernes des physiciens ; elle a permis sans doute plus d' « expé-

riences sur le papier » suivant l'expression de GAY, que de recherches expérimentales réelles établissant une identité entre la théorie et les vérifications de l'expérience.

Laissant de côté ce cas idéal, auquel FLUSIN avait sacrifié à la fin de sa thèse, après l'étude de quelques types de membranes réelles, j'ai étudié, comme on l'a vu, un type de paroi nettement perméable, et paraissant offrir ses caractères osmotiques, en raison même de sa perméabilité. Les résultats obtenus conduisent à faire passer au premier plan les relations existant entre la paroi, les solutions qui la baignent, les substances intervenant dans le phénomène d'osmose.

On peut imaginer ces relations suivant deux modes principaux :

1. La paroi ne contracte aucune relation avec les milieux qu'elle sépare ou mieux ne contracte aucune relation intervenant dans le phénomène osmotique.

On se représenterait sans peine la paroi de ferrocyanure de cuivre n'ayant aucun lien avec les masses liquides entre lesquelles elle a pris naissance, aussi indifférente au phénomène osmotique auquel sa présence permet de se manifester, que la toile métallique dont FLUSIN se servait pour soutenir la membrane de vessie de porc. Peu importerait qu'elle soit de nature colloïdale, ses molécules ayant des liaisons avec l'eau, ou cristalloïdale, les surfaces de ses particules n'étant peut-être même pas mouillées. Simple septum inerte, le ferrocyanure de cuivre serait seulement la matérialisation d'une limite idéale entre les deux milieux.

2. La paroi est en relation étroite avec les milieux qu'elle sépare. Elle ne joue le rôle de paroi osmosante que parce qu'elle est imbibée du solvant même qui constitue ces milieux ; elle subit l'action physico-chimique de ces milieux ; le mouvement osmotique est la conséquence de cette action physico-chimique.

On peut trouver, dans DUTROCHET, dont l'attention fut attirée par la réalisation de l'état « turgide », ce qui lui fit découvrir l'osmose, des phrases interprétables dans cet esprit. Par exemple, lorsqu'il oppose liquide actifs et inactifs au point de vue de l'osmose, dans son mémoire de 1832 : « Tous les acides, les alcalis, les sels solubles, l'alcool, etc... pouvant se combiner avec les éléments des membranes organiques, abolissent

l'endosmose après l'avoir opérée, pendant que leur combinaison avec les éléments de la membrane n'était pas encore opérée ; ce n'est qu'au moment où cette combinaison est complète que l'endosmose cesse ». Mais DUTROCHET ne s'arrête pas à cette seule explication. Il a envisagé toutes les hypothèses explicatives qui pouvaient s'offrir en son temps. Il n'a pas adopté exclusivement l'une d'elles. Il n'a pas conclu son enquête en définissant un mécanisme du phénomène osmotique.

Nous avons vu que GRAHAM au contraire est demeuré fidèle à une pensée que le développement de ses recherches lui a permis de préciser. Dans son mémoire de 1855, la « force motrice » en jeu dans le phénomène de l'osmose, sous quelque aspect qu'il se présente, « paraît être l'affinité chimique sous une des formes qu'elle affecte ». Il y a dès lors pour GRAHAM « une théorie chimique de la forme osmotique » qui rend compte des faits : « pour que l'osmose proprement dite prenne naissance, il faut que la membrane éprouve sur ses deux faces des actions chimiques différentes ; et d'après la manière de voir qui s'accorde le mieux avec les faits, il faut que ces actions soient non seulement inégales en intensité, mais encore différentes quant à leur nature même ». Le mémoire de 1862 apportera une explication plus poussée : « Le degré d'hydratation des corps gélatineux est grandement influencé par la nature du milieu liquide dans lequel on les plonge. Cela s'observe très clairement sur la fibrine et les membranes animales. Ces colloïdes s'hydratent bien plus fortement dans l'eau pure que dans les solutions salines neutres. Ainsi les deux faces d'un diaphragme endosmotique ne sont pas hydratées au même degré. La face externe, en contact avec l'eau pure, tend à s'hydrater plus vite que la face interne, celle-ci bien entendu supposée en contact avec une solution saline. Lorsque l'eau d'hydratation supposée en contact avec une solution de la première, a traversé toute l'épaisseur du diaphragme et qu'elle a atteint la surface interne, elle se trouve arrêtée. Le degré d'hydratation s'abaisse et l'eau est abandonnée par la superficie de la membrane, ce qui constitue l'endosmose. Aussi le contact de la liqueur saline est accompagné d'une catalyse d'un hydrate gélatineux qui se résout en un composé moins hydraté et en eau libre. La face interne de la cloison endosmotique est contractée par l'action de la solution saline, tandis que la face opposée se dilate par son contact avec l'eau pure ».

Actions inégales en intensité, actions différentes quant à leur nature même, conformément au texte de 1855. C'est toute une théorie de l'osmose qui est construite ainsi par GRAHAM sur les propriétés des membranes colloïdales imbibables.

GRAHAM ne devait pas soumettre à l'épreuve expérimentale les idées qu'il avait énoncées sur le rôle de l'imbibition dans l'osmose. Dans une thèse de médecine, DOUMER, au dire de FLUSIN, a adopté les conclusions de GRAHAM « dans un travail intéressant, malheureusement trop pauvre en recherches originales ». C'est FLUSIN qui, le premier a tenté une vérification expérimentale de l'hypothèse de GRAHAM.

Vérification indirecte toutefois. Dans la partie de sa thèse consacrée à l'étude des solutions, FLUSIN a analysé avec détail le comportement de deux membranes : parchemin, vessie de porc, à l'égard de diverses solutions. Les renseignements utiles qu'il réunit sur chaque expérience sont :

Les *coefficients d'imbibition* de la membrane pour l'eau, et pour les solutions qu'on lui oppose dans l'osmose,

La *grandeur de l'osmose* et de la *diosmose* réalisées entre l'eau et les mêmes solutions.

On remarquera que ces grandeurs sont mesurées : l'imbibition sur 15 minutes, qui constitue un temps bien court, l'osmose et la diosmose pour des temps variables entre 45 minutes et 4 heures. Ces résultats obtenus, FLUSIN détermine quelles sont pour un type donné de paroi :

1. la *variation de l'imbibition* en fonction de la concentration,

2. la *variation de l'osmose et de la diosmose* en fonction de la concentration.

Comparant ces deux variations, FLUSIN conclut, page 109 (papier parchemin) : « le débit osmotique varie comme la diminution du coefficient d'imbibition » et page 140 (vessie de porc) : « le débit osmotique dépend, en signe et en intensité, de la diminution du pouvoir d'imbibition ». Toute la vérification apportée par FLUSIN à la thèse de GRAHAM consiste dans l'établissement du parallélisme de ces variations. Des anomalies apparentes des débits osmotiques (page 166) s'expliquent par une analyse précise des conditions d'imbibition réalisées.

L'un des points les plus frappants du travail présenté par

FLUSIN, c'est qu'il ait voulu unifier aussi parfaitement que possible, malgré la diversité de ses manifestations, le phénomène osmotique. D'une part, il y a des cas anormaux d'osmose auxquels FLUSIN donne une place aussi importante qu'à ceux qui fournissent la règle générale. D'autre part, FLUSIN s'est cru en droit d'incorporer à son travail une partie consacrée à la membrane semi-perméable de ferrocyanure de cuivre. Elle rompt nécessairement l'unité de son exposé. Comment pourrait-il expérimenter sur elle pour déterminer les variations de son imbibition. Il traite donc à son propos un sujet différent. Sans doute considère-t-il qu'elle constitue un cas limite. « Aux nombreux savants qui voient, dans l'attraction réciproque des molécules hétérogènes, l'unique raison du mouvement osmotique, on ne peut que reprocher de limiter leur ambition à la seule explication de l'osmose à travers les parois semi-perméables. Il est loisible de considérer les phénomènes offerts par les membranes perméables comme peu intéressants dans leurs conséquences théoriques ; mais encore faut-il que la théorie du cas particulier ne soit pas manifestement impuissante à rendre compte des faits qui relèvent du cas général ». Cas particulier ? Cas général ? Où a-t-il été prouvé qu'il y a une identité profonde entre les deux phénomènes que l'on pense couramment juxtaposer sous le nom d'osmose ?

C'est pour cela sans doute que la théorie du mécanisme osmotique annoncée dans la conclusion de FLUSIN me paraît ne pas répondre à l'exposé qu'on était en droit d'attendre.

On peut regretter aussi que FLUSIN se soit contenté d'affirmer (p. 174), sans en donner de preuve expérimentale : « C'est un fait d'observation que la concentration, dans la membrane, du corps dissous, va en décroissant de la solution vers le dissolvant. Par suite la valeur de l'imbibition diminue et devient $I' < I$; nous aurons aussi $\Delta I' < \Delta I$ (diminution du pouvoir d'imbibition). Ces deux facteurs sous la dépendance desquels nous plaçons le débit osmotique, venant à décroître, il s'ensuivra un abaissement du débit, indépendamment des erreurs expérimentales provenant de la diosmose ».



Le choix de mon matériel m'a permis de faire passer du plan théorique à l'état de détermination pratique les phénomènes

analogues à ceux qu'exprimait ainsi FLUSIN. Il devient donc possible de formuler plus nettement une explication de l'osmose, dont on verra qu'elle est bien plus en accord avec celle de GRAHAM qu'avec celle de FLUSIN.

Dans le cas précis que j'ai étudié, l'osmose implique une liaison étroite entre la paroi et le solvant. L'imbibition de la paroi et les variations que celle-ci présente, expliquent et conditionnent le phénomène osmotique.

Mais sur ce thème général, on pourrait proposer deux explications différentes d'une expérience opposant par exemple une solution N à de l'eau.

1. La substance dissoute joue le rôle moteur dans l'osmose. Elle exerce en effet une forte attraction sur les molécules d'eau. Elle les appelle à elle, comme elle le ferait dans un phénomène simple de diffusion. Elle déshydrate ainsi la couche de la paroi au voisinage de laquelle sont réparties ses molécules, parce que dans les conditions réalisées l'affinité de l'eau pour le sel est plus forte que pour le colloïde de la paroi. Cependant sur l'autre face, en contact avec l'eau, la paroi colloïdale augmente son imbibition. Déshydratation en B, hydratation en A ; c'est assez pour que, au travers d'un tissu d'abord uniformément riche en eau, un gradient de teneur en eau s'installe. Ce mouvement, sortie d'eau en B, entrée d'eau en A, se poursuit. Il doit s'arrêter lorsque la dilution réalisée en B a été suffisamment poussée pour que les résistances à la migration de l'eau au travers de la paroi soient devenues égales aux forces résultant des différences de concentration entre B et A. L'osmose apparaîtrait alors comme un phénomène de diffusion que la présence de la paroi rendrait possible par les variations d'imbibition qui s'y dérouleraient, mais qu'elle ralentirait par suite des frottements qu'elle comporte nécessairement.

C'est au total une expression de la « théorie moléculaire » de l'osmose, l'imbibition de la paroi n'intervenant que comme moyen dans la conduction de l'eau. C'est donc la thèse à laquelle souscrit FLUSIN. Nécessairement, puisqu'elle fournit l'explication de l'osmose avec les parois semi-perméables. Elle recueille d'ailleurs, d'après FLUSIN lui-même, l'adhésion de J. PERRIN qui attache, ainsi que NERNST, une importance capitale à la « dissolution » du solvant dans la membrane qui est le siège de l'osmose.

2. J'envisage de façon différente la théorie du phénomène osmotique. L'osmose est, comme dans l'explication précédente, une conséquence directe des phénomènes d'imbibition. Toutefois, le jeu de ceux-ci est commandé tout différemment.

Les faits qui se produisent au contact entre les milieux liquides et la paroi osmosante sont bien ceux énoncés plus haut. En B, au contact de la solution, la paroi se déshydrate ; en A, au contact de l'eau, elle s'imbibe. Mais je ne pense point qu'un tel énoncé soit assez précis en ce qui concerne la déshydratation de la paroi. En B, au contact de la solution, les molécules salines pénètrent dans la paroi. Leur présence, les liens qu'elles contractent avec les micelles du colloïde imbibable, modifient l'affinité de celui-ci pour l'eau. L'imbibition s'abaisse. Cette eau devenue libre va, naturellement, être incorporée à la solution saline qui constitue le milieu le plus avide d'eau au voisinage de la micelle désimbibée. Pour cette première micelle déjà, je pense que la cession d'eau est la conséquence, non pas de la mise en équilibre avec le milieu qui la baigne, mais de la variation d'affinité pour l'eau due à la fixation du sel. Les mêmes phénomènes se répèteraient pour l'échelonnement des micelles qui constituent la paroi. C'est en raison même de la pénétration de la substance dissoute dans la paroi que se produirait la variation d'imbibition en chaque point.

On voit les conséquences de cette hypothèse :

La pénétration du sel dans la paroi est indispensable. Une telle explication du phénomène osmotique ne s'appliquerait qu'à l'osmose aux travers de parois perméables analogues à celle avec laquelle j'ai travaillé. Elle ne prétend pas à nier l'existence d'une osmose avec des parois semi-perméables. Si un tel phénomène existe, il est différent de celui que j'ai étudié.

L'action exercée par le sel sur la paroi se révèle d'abord dans les variations d'imbibition de celle-ci, puis dans les variations de son affinité pour l'eau. Le sel se fixe pendant un temps sur le colloïde, sans y déterminer plus qu'un changement réversible, puis la paroi qu'il a saturée perd ses propriétés primitives. Il ne faut pas considérer cette altération comme un phénomène secondaire, venant presque accidentellement mettre fin à l'osmose. C'est parce que, sous l'action du sel, la membrane se modifie, que l'osmose se produit. Plus tard, c'est parce que la membrane est profondément modifiée que l'osmose prend fin.

Le terme du phénomène n'est pas fourni par la réalisation d'un équilibre entre les deux liquides que sépare la paroi, il est fourni par la réalisation — ou du moins la réalisation prochaine — d'un équilibre entre la paroi et la solution de la substance qui la baigne.

Par là-même, l'osmose — ou plutôt cette forme de l'osmose — perd le caractère de phénomène physique exprimant simplement une différence entre deux espaces liquides qui pourraient être mélangés et dont la constitution et les propriétés physico-chimiques sont différentes. Elle n'est plus que la conséquence de deux séries de propriétés des colloïdes de la paroi : leur imbibabilité, la variation de cette imbibabilité au contact des substances dissoutes.

Un dernier point me paraît très important : l'orientation des mouvements qui peuvent se produire à travers la paroi. La migration de la substance dissoute ne saurait s'effectuer que de la solution concentrée vers l'eau ou vers la solution moins concentrée. Le sens de migration de l'eau est lui aussi défini. Dans le cas général que j'envisage seul ici, l'addition d'une substance étrangère au gel colloïdal en diminue l'imbibition. Puisque se trouve, du fait de la diffusion du sel, réalisé un gradient de concentrations salines dans l'épaisseur de la paroi, la migration de l'eau libérée a lieu nécessairement suivant ce gradient, des parties les moins désimbibées vers les plus désimbibées. Ce schéma est absolument contraire à celui qu'on expose souvent sous l'influence des idées de LOEB et qu'on peut résumer ainsi :

La substance dissoute pénètre le gel. Au point où elle atteint, elle augmente l'affinité du gel pour l'eau. Plongé dans l'eau, un gel salé absorberait non seulement l'eau susceptible de l'imbiber, mais encore celle qu'appellerait l'affinité du sel pour l'eau.

Ce schéma est profondément inexact : une viande que l'on sale se désimbibe. Lorsque, séchée, on la plonge dans l'eau, elle augmente de poids ; c'est, après un temps court d'imbibition, non pas parce que le sel attirerait l'eau à lui, mais parce que, le colloïde se dessalant, l'eau vient en augmenter l'imbibition. Dans le tissu, la migration de l'eau et celle de la substance dissoute se produisent en sens inverses.

On voit l'importance théorique des résultats ici exposés. J'ai pu mettre en évidence l'existence, au travers d'un tissu

végétal, d'un type de mouvement d'eau présentant extérieurement les caractères du phénomène décrit par DUTROCHET sous le nom d'osmose. Ce phénomène, s'il est en relation avec les propriétés physiques des milieux liquides au contact du tissu, dépend d'une façon totale des phénomènes d'imbibition et de désimbibition qui peuvent jouer dans le tissu. Il y a une forme d'osmose qui relève d'abord des propriétés physico-chimiques de la paroi et pour qui les concentrations au contact de celle-ci n'ont qu'un rôle indirect et secondaire. Cette constatation vient ajouter à l'intérêt qu'on attache au phénomène d'imbibition en biologie, particulièrement depuis les travaux de A. MAYER et SCHAEFFER. Dans son étude sur les données générales sur la physiologie cellulaire, L. PLANTEFOL montrait quelle importance l'imbibition du protoplasme et ses variations présentent dans les échanges cellulaires : il insistait sur les changements de volume subis par le cytoplasme à l'occasion des phénomènes osmotiques dont la cellule est le siège. Les résultats que j'ai obtenus sont donc en accord avec l'orientation des idées physiologiques sur le rôle de l'imbibition.

*
**

Il est indispensable en effet d'envisager l'existence d'une relation entre les faits que j'ai étudiés et la biologie cellulaire. J'ai, à plusieurs reprises, parlé d'eau de plasmolyse. Le disque de tissu que j'emploie subit la plasmolyse, comme le ferait une coupe placée dans une solution plasmolysante. La plasmolyse est d'ailleurs un aspect de la désimbibition qui atteint le tissu. Malgré mon désir de ne pas aller dans ce mémoire au-delà des faits sur lesquels j'ai expérimenté, il n'est pas possible d'écarter l'analogie entre la lame de tissu qui se déshydrate et s'amollit, et le cytoplasme de la cellule qui perd sa turgescence ; cette analogie ainsi interprétée serait pourtant contraire à la notion classique de la semi-perméabilité du cytoplasme.

On pensera peut-être qu'une autre analogie domine cet exposé, celle du phénomène que j'étudie et de celui que fournissent les membranes inertes utilisées par DUTROCHET, GRAHAM, FLUSIN. Certes l'osmose est un phénomène physique. Mais il reçoit du fait de l'organisation cellulaire de la matière

vivante, une orientation particulière. Je n'en veux donner comme preuve que celle-ci : un disque analogue à ceux que j'ai utilisés, traité de diverses manières susceptibles de le tuer (action de poisons tels que le formol ou le bichlorure de mercure, action de gaz toxiques) perd presque totalement la propriété de réaliser les phénomènes d'osmose. Là où le tissu vivant voit passer 3,5 cm³ d'eau sur les 8 sur lesquels porte l'expérience, le tissu mort n'en laisse transiter au plus que 0,5 cm³. La mort qui, bouleversant les propriétés physico-chimiques de la matière vivante, altère considérablement ses propriétés d'imbibition, doit retentir au premier chef sur un phénomène tel que l'osmose. La confirmation de ce fait est l'une des meilleures preuves qu'on puisse donner de l'importance de l'imbibition dans l'osmose comme dans les diverses manifestations de la vie.

RÉSUMÉ.

Voici les faits essentiels établis au cours de cette étude.

1° Le tissu médullaire de la Pomme de terre est perméable aux cristalloïdes dissous dans l'eau.

2° Cette perméabilité coïncide avec un mouvement d'eau en tout point comparable à celui décrit par DUTROCHET sous le nom d'osmose.

3° Le mouvement d'eau osmotique n'est pas conforme aux règles logiques découlant des pressions osmotiques des solutions utilisées.

4° La pénétration d'un cristalloïde dans le tissu médullaire agit sur l'imbibition de ce tissu. Contrairement à l'idée de LOEB, cette pénétration s'accompagne d'une déshydratation. La déshydratation du tissu a pour conséquence le mouvement d'eau.

5° Ainsi se dégage des faits une vérification de la théorie trop peu connue énoncée par GRAHAM sur l'osmose. La paroi perméable est le siège d'une osmose du fait même de sa perméabilité. La grandeur et la durée de l'osmose dépendent du régime d'imbibition et de déshydratation qui s'instaurent dans la paroi, par suite de la pénétration et de l'action de la substance dissoute.

Cette théorie attribue à l'imbibition de la paroi le rôle essentiel dans le phénomène osmotique.

BIBLIOGRAPHIE.

- DOUMER. — Etude sur l'osmose des liquides. Thèse de médecine, Bordeaux, 1881.
- DUCLAUX. — Traité de chimie physique. T. I., Paris 1934. T. II, Paris 1936.
- DUTROCHET R. — L'agent immédiat du mouvement vital dévoilé dans sa nature et dans son mode d'action chez les végétaux et chez les animaux. Paris 1826.
- Nouvelles observations sur l'endosmose et l'exosmose et sur la cause de ce double phénomène. *Ann. Chim. et Phys.*, 2^e Série, 1827, **35**, 393.
- Nouvelles recherches sur l'endosmose et l'exosmose. *Ann. Chim. et Phys.*, 2^e série, 1828, **37**, 191.
- Recherches sur l'endosmose et sur la cause physique de ce phénomène, *Ann. Chim. et Phys.*, 2^e série, 1832, **49**, 411.
- GAY L. — Cours de chimie-physique, Paris 1930.
- GRAHAM T. — Mémoire sur la force osmotique. *Ann. Chim. et Phys.*, 3^e série, 1855, **45**, 1.
- Mémoire sur la diffusion moléculaire appliquée à l'analyse. *Ann. Chim. et Phys.*, 3^e série, **65**, p. 1862.
- FINDLAY A. — Introduction to Physical Chemistry. Londres 1933.
- FLUSIN G. — Du rôle chimique de la membrane dans les phénomènes osmotiques. Thèse de doctorat ès Sciences Physiques. Paris, 1907.
- LAPICQUE. — Sur l'absorption des sels par les cellules végétales ; épictèse et sélection. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1925, **7**, 621.
- LEVINA L. — Modifications de la diffusion du glucose en présence de sels ; cas des tissus végétaux. *C. R. Ac. Sc., Paris*, 1938, **207**, 175.
- Contribution à l'étude du mouvement de l'eau et des substances dissoutes à travers les tissus végétaux. *C. R. Acad. Sc.*, 1939, **208**, 925.
- MAYER A. et SCHAEFFER G. — Recherches sur les constantes cellulaires. *Journ. Physiol. et Path. Gén.*, 1914.
- Teneur des cellules en eau. *Journ. Physiol. et Path. gén.*, 1914.
- PFEFFER W. — Osmotische Untersuchungen. Leipzig, 1877.
- PLANTEFOL L. — Données générales sur la physiologie cellulaire. In Traité de Cytologie végétale par GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL, Paris, 1933.
- DE VRIES H. — Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1884, **14**, 1.
-

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

L'imbibition des divers constituants cellulaires et ses variations.

Vu et approuvé :

Paris, le 13 Mars 1940.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu

et Permis d'Imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.
